

VERGLEICHENDE UNTERSUCHUNG DES WIEDERKAUVERHALTENS

INAUGURAL - DISSERTATION
ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE
DER HOHEN NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT
DER LUDWIG-MAXIMILIANS-UNIVERSITÄT
ZU MÜNCHEN

VORGELEGT VON
HUBERT HENDRICH
AUS MÜNSTEREifel

VEB GEORG THIEME • LEIPZIG

1965

1964

Als Dissertation genehmigt
von der Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Ludwig-Maximilians-Universität zu München
Abschluß der mündlichen Prüfung: 11. 11. 1964

Berichterstatter: 1. Professor Dr. K. Lorenz
2. Professor Dr. A. Kaestner

Sonderdruck aus:
Zeitschrift Biologisches Zentralblatt, Heft 6/1965
VEB Offizin Andersen Nexö in Leipzig

Sonderdruck aus
„BIOLOGISCHES ZENTRALBLATT“

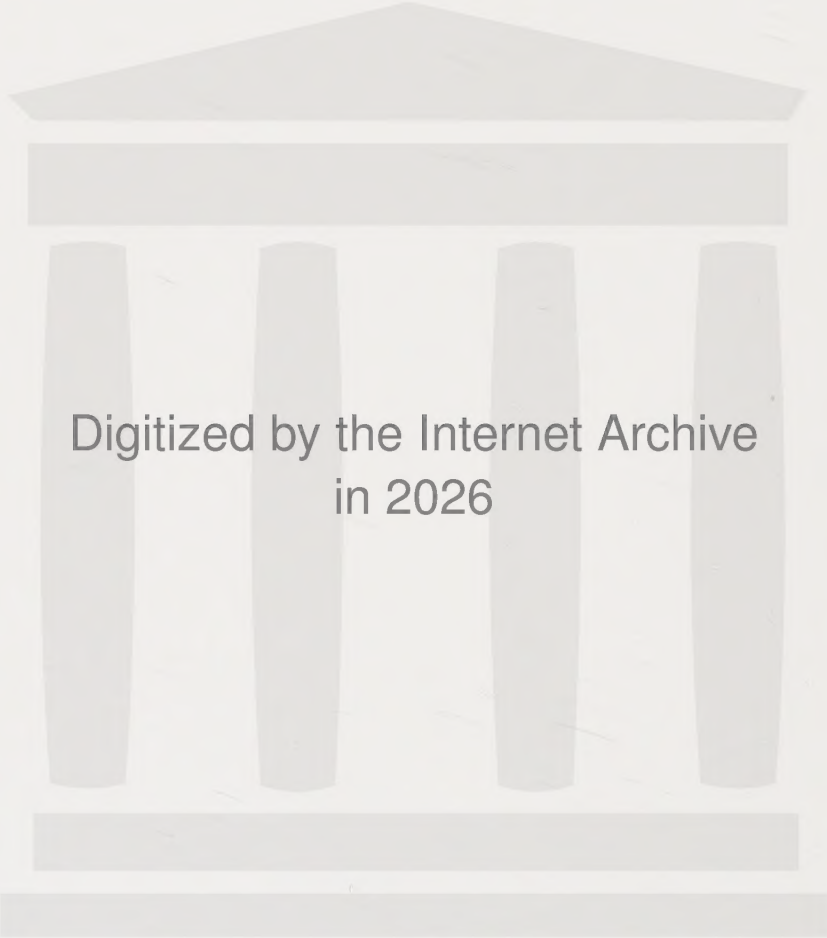
Band 84 (1965), Heft 6

Herausgabe und Redaktion: H. Autrum · R. Harder · A. Kühn · H. Stubbe

VEB GEORG THIEME · LEIPZIG

Vergleichende Untersuchung des Wiederkauverhaltens

Von HUBERT HENDRICHs



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41547423_0076

Vergleichende Untersuchung des Wiederkauverhaltens

VON HUBERT HENDRICH¹⁾

Mit 25 Abbildungen

A) Einleitung

Die für eine stammesgeschichtlich vergleichende Ethologie erforderliche Kenntnis aller in einer höheren systematischen Kategorie auftretenden Verhaltensweisen (LORENZ, 1957) ist auf zwei Wegen zu erreichen:

- a) durch Erfassen aller Verhaltensweisen einer Art. Dieses Art-Ethogramm ist mit dem verwandter Arten zu vergleichen und zu einem Gattungs- bzw. Familien-Ethogramm zusammenzustellen.
- b) durch Untersuchen einer besonderen Verhaltensweise in einer höheren systematischen Kategorie von Art zu Art, wie ein Organ in der Anatomie. Die Zusammenfassung solcher Untersuchungen zu immer komplexeren Verhaltenseinheiten ergibt das Gesamtverhalten der Kategorie.

In der Praxis ist es leider nicht möglich, einen dieser Wege konsequent einzuhalten: einzelne Verhaltensweisen sind in Freiheit nicht zu beobachten, manche verändern sich in Gefangenschaft, und nie sind alle Arten einer Gruppe in Gefangenschaft und in Freiheit zu beobachten. Die wenigen also, die bisher den zweiten Weg einschlugen – von HEINROTH (1929) bis BÜRGER (1959), Literaturübersicht bei WICKLER (1961) – mußten, selbst wenn sie sich um ein systematisches Erfassen aller Arten einer bestimmten Kategorie bemühten, mit dem Material vorliebnehmen, das ihnen zur Verfügung stand. Dennoch gelangten sie zu brauchbaren Ergebnissen.

Bei Verhaltensweisen läßt sich eine kleine Einheit, die Kernhandlung (KUMMER, 1957) – zum großen Teil identisch mit der „Endhandlung“ der Ethologen –, und eine große Einheit, Kernhandlung mit Rahmenhandlungen (Appetenz-, Vor- und Nachverhalten der Ethologen), untersuchen. WALTHER (1963) erläutert das am Trinkverhalten. Die kleine Einheit besteht aus: eigentlichem Wasseraufnehmen, Saugen, Kauen, Schlucken usw.; die große Einheit aus: Anmarsch zur Tränke, Trinkzeremoniell, Nachverhalten usw.

Die Kernhandlung, eine formstarre Instinktbewegung, wird in Gefangenschaft weder durch unbiologische Haltung noch durch falsche Aufzucht in der Form

¹⁾ Inaugural-Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität München.

verändert. Auch führen nahe Verwandte sie gleich aus, so daß, wenn bei den meisten und entferntest stehenden Arten einer Gruppe eine Bewegung gleich ist, man annehmen darf, daß auch eine nicht erreichbare Art des Mittelfeldes diese Bewegung so ausführt.

Die Rahmenhandlungen können durch Gehegehaltung verändert werden. Als Kontrolle bietet sich neben Freilandbeobachtungen folgende Erfahrungsregel: bleibt bei verschiedenen gehaltenen Populationen – z. B. im engen Käfig oder im Freigehege – die Form einer Verhaltensweise gleich, so ist diese durch die Gefangenschaft nicht abgeändert. Über Dauer und Häufigkeit jedoch sind keine Aussagen möglich, solange die bedingenden Faktoren (z. B. Einfluß von Rohfasergehalt und Menge des Futters auf die Dauer des Wiederkauens) unbekannt sind. Kennt man das Verhalten in freier Wildbahn, so geben die Gefangenschaftsmodifikationen häufig interessante Aufschlüsse über das Wie und Warum der Änderung.

Untersuchungen der großen Einheit erfordern also eine kritische Diskussion der Modifikationsmöglichkeiten, der kleinen Einheit genaue Angaben über Materiallücken und Deduktionen.

Für eine vergleichende Untersuchung besonders gut geeignet sind die Stoffwechseltätigkeiten – Saufen, Fressen, Harnen, Koten usw. –, weil sie regelmäßig und häufig auftreten.

Eine auffällige Verhaltensweise dieser Art ist das Wiederkauen. Pflanzenfresser müssen große Nahrungsmengen aufnehmen und gründlich aufbereiten. Unter den pflanzenfressenden Groß-Säugetieren mit ihrer geringen Fortpflanzungsrate stehen heute hinsichtlich Arten- und Individuenzahl die wiederkauenden Paarhufer weit an der Spitze. Das Wiederkauen scheint also eine brauchbare Einrichtung zu sein. Die aufgenommene Nahrung gelangt zuerst in einen drüsenlosen Vormagensack mit Protozoen und symbiontischen Bakterien, in dem durch rhythmische Kontraktionen ständig neues Futter, Speichel und Wasser durcheinandergemischt werden. Zur gründlicheren Zerkleinerung würgen die Tiere den Nahrungsbrei wieder hoch und kauen ihn nochmals. Erst wenn eine genügende Menge fein zerkleinerter Substanz im Vormagen angesammelt und ausreichend mit Flüssigkeit vermischt ist, gelangt sie zur eigentlichen Verdauung in den Hintermagen (SCHEUNERT und TRAUTMANN, 1957). Über die Kaubewegungen wurden einige vergleichende Beobachtungen an einzelnen Zootieren von LUBOSCH (1907), SCHNEEBERGER (1911), RUPPERT (1911), SCHWARZ (1914) und OSTHOF (1915) mitgeteilt. BECHT (1953) und MAYNARD SMITH (1959) untersuchten die Anatomie und Bewegungsweisen einiger Säugetierkauapparate. Ersterer filmte die Kaubewegungen von Nutria, Pferd, Zebra und Wisent.

Veterinärmedizinisch und landwirtschaftlich wichtige Teile des allgemeinen Wiederkauverhaltens (Futtereinfluß, Tagesperiodik u. a.) werden an Haustieren untersucht (Literaturübersicht bei HAFEZ, 1962). Daneben finden sich Einzelmitteilungen verstreut in der Literatur (z. B. PILTERS, 1954: Ontogenie bei Tylopoden; BUBENIK und LOCHMANN, 1956: Tagesperiodik bei Cerviden u. a.).

Zwar wird das Wiederkauen – seit über 6000 Jahren den Menschen bekannt – seit fast 3000 Jahren schriftlich erwähnt, doch ist von keiner einzigen Art das

Wiederkauverhalten vollständig beschrieben und auch keine Teilkomponente bei allen Wiederkäuern vergleichend untersucht. Von manchen Säugetieren ist nicht einmal bekannt, ob sie wiederkauen. Bei den Springbeutlertgattungen *Setonix* (MOIR u. a., 1954) und *Protomnodon* (RIDE, 1959) entdeckte man es erst kürzlich.

B) Material- und Systemübersicht

In drei Jahren beobachtete ich während etwa 2100 Stunden das Wiederkauverhalten an über 2500 Individuen aus allen Familien (Tab. 1, etwa 80% der Gattungen) der wiederkauenden Paarhufer. In der Systematik richtete ich mich nach HALTENORTH (1963). Einen Überblick, zugleich über das System und die Art der Haltung, gibt Tabelle 2. Versuche führte ich im Münchner Tierpark Hellabrunn durch und beobachtete die Versuchstiere im Institut für Physiologie und Ernährung der Tiere der Universität München.

Tabelle 1. Die Familien der wiederkauenden Paarhufer (HALTENORTH 1963)

Ordnung	Unterordnung	Teilordnung	Familie
Artiodactyla	Tylopoda Ruminantia	Tragulina Pecora	Camelidae
			Tragulidae
			Cervidae
			Giraffidae
			Antilocapridae
			Bovidae

Bei 14 Säugetiergattungen aus anderen Ordnungen prüfte ich nach, ob sie wiederkauen. In der Regel genügte dazu 36 Stunden Beobachtungszeit in mehreren sich überschneidenden 10–12-Stunden-Perioden. Ich konzentrierte meine Untersuchungen auf die Analyse der Kaubewegung als eine durch Zoohaltung nicht beeinflusste Kernhandlung. Dazu untersuchte ich quantitativ die Kauapparate von rund 45 Individuen aus 26 Gattungen – hauptsächlich am zoologischen Laboratorium der Universität Amsterdam – und filmte in Ergänzung der Filme BECHTS (1953) zusammen mit Dr. NAAKTGEBOREN die Kaubewegungen von sechs weiteren Gattungen. Listen der beobachteten, untersuchten und gefilmten Arten und Unterarten wurden aus Platzgründen nicht aufgenommen. Sie können beim Verfasser eingesehen werden.

C) Untersuchungen

I. Orientierende Übersicht (vgl. Abb. 1)

Der Ablauf des Wiederkauens läßt sich aufgliedern:

1. Vorverhalten
 - 1.1 Aufsuchen des Ortes
 - 1.2 Einnehmen der Stellung
 - 1.21 Artgenossen und Boden Beschnupern, Scharren, Drehen, Einknicken, sich Niedertun
 - 1.22 sich gleichmäßig auf alle Viere stellen
 - 1.3 Komfortbewegungen: Kratzen, Lecken, Gähnen, (Säugen)

Tabelle 2. Die Gattungen und Untergattungen der wiederkäuenden Paarhufer (HALTENORTH 1963) mit Angabe der beobachteten Arten- und Individuenzahl; (): beobachtet, aber nicht wiederkauen gesehen

Familie	Unterfamilie	Gattung Untergattung	P: Park H: Haustier W: freie Wildbahn Z: Zoo	Beobachtete	
				Arten	Indi- viduen
Camelidae		Camelus	Z H	2	> 80
		Lama	(W) Z H	2	> 100
Tragulidae		Hyemoschus		—	
		Moschiola	Z	1	8
Cervidae	Moschinae	Tragulus	Z	2	4
		Moschus	Z	1	9
	Hydropotinae	Hydropotes	P Z	1	> 30
	Muntiacinae	Muntiacus	(P) Z	1	17
		Elaphodus		—	
	Odocoilineae	Capreolus	W P Z	1	> 30
		Odocoilus	(W) P Z	3	> 30
		Blastoceros		—	
		Hippocamelus		—	
	Alcinae Rangiferinae Cervinae	Mazama	Z	2	4
		Pudu	Z	1	1
		Alces	Z H	1	> 20
		Rangifer	Z	1	35
		Elaphurus	(P) Z	1	> 20
		Hyelaphus	P Z	1	> 30
		Axis	(W) P Z	1	> 30
		Sika	(P) Z	1	> 100
		Przewalskium		—	
		Dama	P Z	2	> 100
Giraffidae	Okapiinae Giraffinae	Rucervus	P Z	2	> 30
		Rusa	Z	2	11
Antilocapridae		Cervus	W P Z	1	> 100
		Okapia	Z	1	18
Bovidae	Cephalophinae	Giraffa	Z H	1	> 30
		Antilocapra	(W) Z	1	3
		Cephalophus	Z	9	> 30
		Sylvicapra	Z	1	4
	Neotraginae	Neotragus	Z	1	2
		Nesotragus		—	
		Madoqua		—	
		Rhynchotragus		—	
		Oreotragus	Z	1	4
		Dorcotragus		—	
		Rhaphicerus	(W)	—	
		Nototragus		—	
		Ourebia	Z	1	4
		Tetracerus		—	
		Boselaphus	Z	1	> 20
		Tragelaphus	Z	4	> 50
	Antilopinae	Taurotragus	Z H	2	> 30
		Oryx	Z	1	> 20
		Addax	Z	1	3

Tabelle 2 (Fortsetzung)

Familie	Unterfamilie	Gattung Untergattung	P: Park H: Haustier W: freie Wildbahn Z: Zoo		Beobachtete	
					Arten	Indi- viduen
Bovidae	Antilopinae	Kobus		Z	1	3
		Adenota		Z	1	3
		Hydrotragus	(W)	-	-	
		Onototragus		-	-	
		Redunca		Z	2	6
		Pelea		-	-	
		Aepyceros	(W)	Z	1	2
		Hippotragus		Z	1	1
		Ozanna		-	-	
		Damaliscus		Z	1	10
		Alcelaphus	(W)	Z	1	6
		Connochaetes		Z	1	> 20
		Gorgon		Z	1	> 20
	Gazellinae	Antilope		Z	1	> 30
		Antidorcas		Z	1	9
		Procapra		-	-	
		Prodorcas		-	-	
		Nanger		Z	2	5
		Gazella	(W)	P Z	4	> 30
		Trachelocele		P Z	1	10
		Ammodorcas		-	-	
		Litocranius		Z	1	7
		Saiga		Z	1	3
	Saiginae	Pantholops		-	-	
	Pantholopinae	Nemorhaedus		Z	1	5
		Capricornis		-	-	
	Caprinae	Oreamnos		-	-	
		Rupicapra	(W)	Z	1	> 20
		Capra		Z H	3	> 100
		Ammotragus		Z	1	30
		Hemitragus		Z	1	6
		Pseudois		Z	1	2
		Ovis	(W)	P Z H	1	> 100
	Budorcatinae	Budorcas		-	-	
	Ovibovinae	Ovibos		Z	1	1
	Bovinae	Anoa		Z	1	2
		Bubalus		Z H	1	18
		Syncerus		Z	1	15
		Bibos		Z	2	16
		Novibos		-	-	
		Bos		Z H	1	> 100
		Phœphagus		Z	1	> 30
		Bison	(P)	Z	1	> 50

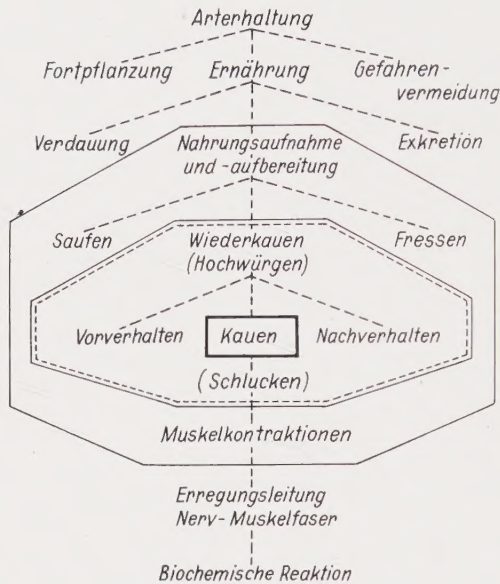


Abb. 1. Funktion des tierischen Organismus

----- : Bearbeiteter Bereich. ————— : Schwerpunkt der Untersuchung.
 - - - - - : Zum Verständnis erforderliche Orientierung.

2. Wiederkauverhalten
 - 2.1 Einleitung: Aufstoßen, Zungenschlagen, Unterkieferbewegungen, Kopf vor, Hals lang, Kinn hoch (im Stehen Krümmung des Rückens)
 - 2.2 Wiederkauen
 - 2.21 Hochwürgen (leichte Erschütterung des Körpers)
 - 2.211 Ansaugen: der ungeformte Bissen wird durch Unterdruck je nach Funktionszustand aus dem Pansen (Schleudermagen) oder dem Netzmagen in die Speiseröhre gerissen (MANGOLD, 1929)
 - 2.212 Ausblasen, Antiperistaltik: Hauptteil des Ballens gelangt ins Maul; Peristaltik: Rest gleitet in Vormagen zurück, beides äußerlich sichtbar
 - 2.22 Kauen, Öffnen, seitliches Ausholen, Mahlen, Zungenaktivität, Zwischenrunterschlucken
 - 2.23 Schlucken des Restes nach einer bestimmten Anzahl von Kauschlägen
 3. Nachverhalten
 - 3.1 Komfortbewegungen
 - 3.2 Dösen und Schlafen: Kinn Anziehen, Kopf vorne Auflegen oder Einschlagen (Nase an Hinterschenkel)
 - 3.3 Hochwerden, Recken, Schütteln, Gähnen, Harnen, Koten.

Alle Verhaltensweisen werden verschiedenartig beeinflusst und bestimmt. Dabei ist, wie einleitend erwähnt, jeweils die Form der Bewegungen von der Dauer und Häufigkeit ihres Auftretens zu trennen.

II. Einflüsse auf das allgemeine Wiederkauverhalten

1. Dauer und Häufigkeit

1.1 Entwicklung. Beim neugeborenen Wiederkäuer sind Pansen und Netzmagen unentwickelt. Erst nach und mit der Aufnahme fester Nahrung werden sie ausgebildet. Das Fassungsvermögen von Pansen und Netzmagen verhält sich zu dem des Labmagens beim 1- bis 3-wöchigen Rinderkalb wie 1:2, beim 6-wöchigen wie 2:3, beim 8wöchigen wie 3:2, beim 10- bis 12wöchigen wie 2:1, und beim erwachsenen Rind wie 9:1 (MANGOLD, 1929; SCHUMMER, 1960). Das Jungtier kaut bereits eine halbe Stunde nach der Geburt (Lama, Wapiti, Gazelle, Wisent). Das Saugen beginnt normalerweise innerhalb der ersten acht Stunden. Am 3. bis 5. Tag beginnt das Junge auf Strohhalmen oder im Haar der Mutter herumzuknabbern. Feste Substanzen schluckten Guanako, Reh, Damwild, Elen erstmals zwischen dem 5. und 14. Tag. Anfangs kann das Junge nur niedergetan am Boden äsen. Lama-, Rotwild-, Gnu-kälber erreichten stehend am 9. Tag noch nicht mit dem Maul den Boden. Das erste Wiederkauen beobachtete ich frühestens am 7. (Guanako), bei manchen Arten (Kerabau) nicht vor dem 24. Tag. Zuerst kauen die Jungtiere ungeschickt, sehr zart und wie überrascht auf dem Aufgestoßenen herum. Häufig nehmen sie Wolle oder ein Ästchen dazu ins Maul und knabbern gleichzeitig darauf (genauere Beschreibung der Kaubewegung in Abs. IV, 2). Nach drei Wochen kauen die meisten richtig wieder, die Jungtiere einzelner schwerer Arten erst nach 4–5 Wochen (vgl. Tab. 3).

1.2 Dauer des Wiederkauens

Die Zeit, die ein erwachsenes Tier am Tag mit Wiederkauen verbringt, hängt vor allem von der Art (Rohfasergehalt) und der Menge des aufgenommenen Futters ab.

Beobachtungen zweier Grenzfälle:

a) Ausschließlich mit Pellets (gepreßtes Kraftfutter) gefütterte Wiederkäuer (Wapiti, Rot- und Damwild, Mufflons bei eigenen Versuchen im Tierpark Hellabrunn sowie die am Institut für Physiologie und Ernährung der Tiere gehaltenen Hammel) stellten das Wiederkauen nach einiger Zeit (8–12 h) ein und lebten gesund und normal weiter.

b) Bei reiner Heufütterung brachten es Ziegen im Tierpark Hellabrunn auf 14 h Wiederkauen am Tag (vgl. BELL, 1957).

Über das Futter haben dann auch Alter, Größe, Geschlecht, Gesundheitszustand, soziale Bedingungen wie auch die Jahreszeit (TRIBE (1950) stellt fest, daß der Quotient Wiederkauen/Grasen bei gutem Weideland kleiner ist als bei schlechtem, im Sommer etwas weniger als 1, im Frühjahr und Herbst 1/2 beträgt) einen Einfluß auf die Dauer des Wiederkauens.

Es ist nicht Aufgabe dieser Arbeit, die Einflüsse auf die Zeit des Wiederkauens genauer zu untersuchen. Ich gebe nur wenige Durchschnittswerte an (Tab. 4). Normalerweise kauen im Freien lebende Tiere 4–7 h/Tag wieder, bei Stallhaltung und Heufütterung etwas mehr. Niedergetan liegen sie 8–15 h am Tag. Ducker und Gazellen, 15–20 kg schwere Tiere, kauen etwa 3–5 h am Tag wieder. Das sind bei rund 110 Kauschlägen in der Minute (vgl. IV, 4) 20–30000 Schläge am Tag. Gnus und Rinder, über 200 kg schwere Tiere, kauen 6–8 h am Tag wieder, das sind bei rund 60 Schlägen in der Minute ebenfalls 20–30000 Kauschläge am Tag.

1.3 Schlagzahl, mit der ein Ballen gekaut wird

Im Gegensatz zur Dauer des Wiederkauens soll die Zahl der Schläge, mit der ein hochgewürgter Ballen gekaut wird, nicht von der Art des Futters oder der Häufigkeit der Fütterungen beeinflusst sein (DUCKWORTH, 1957; GORDON, 1958b,

Tabelle 3. Beobachtungen zur Entwicklung des Wiederkauens

	I. Knabbern	I. Äsen (Schlucken)	I. Wiederkauen	rhythmisches Wiederkauen
Tage nach der Geburt				
Kamel				30
Guanako	3	(5)	7	25
Lama	(1)		10	20
Reh		5	11	20
Ren			12	20
Elch				20
Rotwild	4	8	9	15
Damwild	2-5	5	9, 13	20
Weißschwanzgnu		7	18	30
Elen		6		30
Mufflon	3			25
Kamerunschaf	3-6	4	22	30
Mähnenspringer				30
Hängeohrziege		(4)		20
Bison			24	30
Dahoméirind	2		17	30
Kerabau			25	40
Ur				30
Wisent				30
PILTERS 1954				
Lama	2-5	7-8	11-24	
Guanako	2	6	7-8	
Alpakka		8	24 (?)	
Kamel	2	8-10		
Mittel:	2-5	5-10	10-20	20-30

Tabelle 4. Beobachtungen zur Dauer des Wiederkauens

Beobachtete Tiere		Art der Haltung, Futter	h W K/24 h
Blaugnu	ad ♂	Zoo; Heu, Mischfutter Gras	9-10
	ad ♀		7
Moschustier	ad ♂	Stall; Heu, Mischfutter	5-6
Ducker: Z ₁	ad ♀		3
Z ₂	ad ♀		3-4
R	ad ♂		4-5
S	ad ♀		4-5
Klippspringer	ad ♀		4-5
Pers. Kropfgazelle	2 mat ♀♀	Freigehege; Gras	4-5
Mong. Kropfgazelle	1, 2 ad		4-5
Reh	ad ♀♀		6
Argali	ad ♀♀		4-5
Hirschziegenantilopen			3-4
Damwild	ad ♀♀		4

1961). Nach MANGOLD (1929) handelt es sich beim wiedergekauften Abschlucken des Ballens um einen „eigenen spontanen Reflex“, „die Tiere wirken überrascht“. Einen weiteren Hinweis fand ich bei RUPPERT (1911): Tiere, bei denen der hochgewürgte Ballen durch eine Schlundfistel abgeleitet wurde, führten doch die typischen Kaubewegungen durch, sonderten Speichel ab und schluckten hinunter. Ebenso spricht meine Beobachtung an einem auf einer Unterkieferseite zahnlosen Blanducker, der auf beiden Seiten den hochgewürgten Ballen mit der gleichen Anzahl von Schlägen kaute (vgl. Abs. IV, 5), dafür, daß nach einer

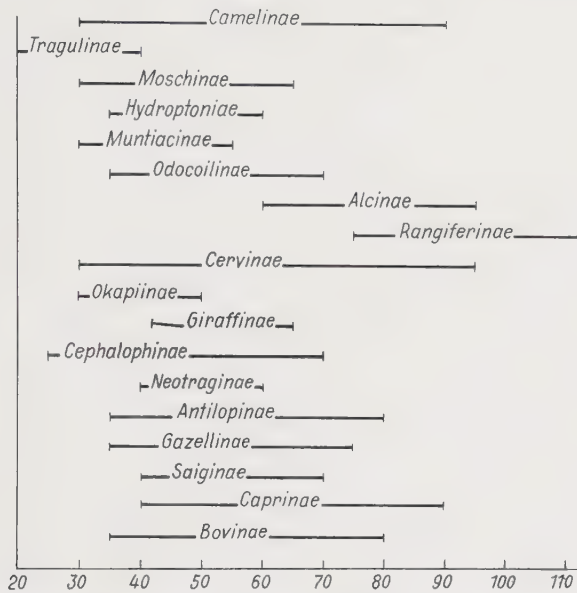


Abb. 2. Bereiche, in denen die Schlagzahl für einen hochgewürgten Ballen (Abszisse) bei den verschiedenen Unterfamilien schwankt

bestimmten Anzahl von Schlägen der Ballen abgeschluckt wird, ohne Rücksicht auf den Grad der erreichten Zerkleinerung. Allerdings kauten die im wirklichen Leerlauf wiederkauenden Tiere (Abs. II, 1.51) nur jeweils 8–10 Schläge.

Jedenfalls schwankt die Anzahl der Schläge, mit der bei den verschiedenen Gruppen gesunde Tiere den Ballen kauen, nur in einem bestimmten Bereich (Abb. 2, Tab. 5, Vergleichswerte bei SCHNEEBERGER (1911) und RUPPERT, 1911). Dieser ist zum Teil bei Tieren verschiedener Gruppen, die genau dasselbe Futter erhalten, verschieden (Barasingha-Rothirsch), im großen und ganzen aber bei allen Arten – ob groß oder klein – erstaunlich gleich.

Die ersten Ballen einer Wiederkauperiode werden häufig mit weniger Schlägen gekaut. Der Normalbereich spielt sich bald ein (Tab. 6).

Die Behauptung RUPPERTS (1911), daß Hirsche den Bissen immer in einzelnen Teilen abschlucken, Schafe aber auf einmal, Antilopen verschieden, trifft nicht

zu. Bei allen Gruppen beobachtete ich mehrmaliges Zwischenrunterschlucken und nur einmaliges am Ende-Schlucken.

1.4 Tagesperiodik

Nach mehreren Untersuchungen an Weidevieh (Zusammenstellung der Arbeiten bei ASCHOFF, 1962) soll dem Wiederkauen ein spontanes Aktivitätsmuster zugrunde liegen. Bei den von mir beobachteten Tieren – in Zoogehegen und in freier Wildbahn – waren die äußeren Einflüsse jedoch

Tabelle 5. Schlagzahl, mit der ein hochgebrachter Ballen wiedergekaut wird

Kamel	30–50	Oryx	35–70
Dromedar	40–85	Säbelantilope	45–60
Guanako	30–60	Addax	50–60
Lama	50–90	Wasserbock	40–55
Alpakka	40–90	Riedbock	45–65
Vikugna	35–50	Impala	50–70
Kantschil	25–35	Pferdeantilope	35–55
Moschustier	35–80	Bleßbock	40–60
Wasserreh	40–60	Kaama	40–55
Muntjak	40–60	Weißschwanzgnu	45–65
Mazama	40–65	Blaugnu	40–60
Pudu	45–50	Hirschziegentilope	35–55
Reh	45–70	Springbock	40–55
Weißwedelhirsch	40–65	Grantsgazelle	35–50
Elch	60–100	Dorcas	40–70
Ren	85–120	Thomsongazelle	45–60
Milu	30–60	Kropfgazelle	40–70
Schweinshirsch	35–60	Saiga	50–70
Axis	40–60	Goral	50–70
Sika	35–40	Gams	55–75
Dybowsky	35–45	Bezoarziege	50–70
Damwild	45–70	Steinbock	50–90
Leierhirsch	40–70	Markhor	45–60
Barasingha	30–45	Mähnenpringer	40–60
Sambar	35–50	Thar	70–85
Wapiti	40–60	Blauschaf	60–75
Rotwild	50–100	Argali	40–55
Okapi	30–50	Mufflon	50–90
Giraffe	40–60	Kreishornschaf	50–70
Gabelbock	50–70	Moschusochse	50–60
Blauducker	35–65	Anoa	35–60
Zebraducker	25–45	Arni	45–60
Riesenducker	45–65	Kaffernbüffel	40–80
Zwergböckchen	45–55	Banteng	40–55
Klippspringer	40–50	Gaur	40–50
Ourebi	40–55	Yak	45–75
Nilgau	45–75	Bison	40–60
Buschbock	35–60	Wisent	40–60
Sitatunga	35–60	Zebu	35–60
Kl. Kudu	40–60	Watussi	40–60
Gr. Kudu	45–80	Dahoméerind	55–70
Elen	50–80		
Bongo	40–55		

so stark, daß ich ein eventuell vorhandenes Muster dieser Art nicht feststellen konnte. In Zoo-gehegen ist der Tagesablauf in ein starres System gepreßt: Arbeitsbeginn des Wärters, Hinauslassen der Tiere in die Außengehege, Fütterung, Reinigung der Gehege, Einsperren der Tiere am Abend und Kaffee- und Mittagspause des Wärters als Ruhezeiten bestimmen die Tätigkeit. Manche Tiere warten schon eine Stunde vorher auf einzelne dieser Zeitpunkte. Neue Wärter oder eine Lageänderung des Geheges im Arbeitsgang des Wärters ändern den Tätigkeitsablauf.

Tabelle 6. Zahl der Schläge, mit der die ersten Ballen einer Wiederkauperiode von einigen Tieren gekaut wurden

Lama (ad ♀):	32, 47, 28, 53, 67, 58, 56, 62, 73, 58, 63, 64, 60, 74
Kantschil (ad ♂):	12, 8, 23, 31, 25, 32, 27
Ren (ad ♀):	51, 74, 106, 85, 118, 106
Rothirsch (mat ♂):	48, 46, 35, 39, 50, 54, 53, 51, 64, 57, 64, 59, 69, 77, 68, 69
Blauducker (ad ♂):	24, 32, 27, 42, 36, 44, 52, 47, 65, 53
Merinoschaf (ad ♀):	60, 76, 63, 75, 76, 93, 87, 71, 77, 82, 87

Ungewohnte optische und akustische Reize verhindern anfangs das Wiederkauen. Doch gewöhnen sich die Tiere im allgemeinen schnell auch an starke Reize wie grelles Licht oder schrille Laute. (Es war erstaunlich zu beobachten, wie im Zoo das ohrenbetäubende Trompeten eines Elefanten nicht einmal ein Lauscherzucken des Tieres verursachte, welches beim ungewohnten Geräusch, das beim Eindrücken des Kugelschreibers entsteht, erschreckt hochfuhr.) Manche scheue, meist einzeln gehaltene Tiere jedoch kauen bei Tageslicht überhaupt nicht wieder (Kantschil, Wasserreh). Auch beim Umsetzen in ein neues Gehege bleibt das Wiederkauen am ersten Tag aus (Rothirsch, Steinbock). Eingewöhnte, artfremde Tiere im gleichen Gehege können besonders auf ein neu angekommenes Einzeltier beruhigend wirken. Sind sie aber unruhig, so können sie durch ständige Bewegungen und Lautäußerungen oder indem sie auf das wiederkauende Tier springen (Ziesel bei Kantschil, Amsterdam; Meerschweinchen bei Pudu, Köln) dieses empfindlich stören und es unter Umständen zwingen, in ihrer Ruhezeit wiederzukauen. Das gleiche gilt für Tiere, die sich damit beschäftigen, kleinere immer wieder hochzumachen (Argali-Gazelle. Kronberg).

Aber auch in freier Wildbahn haben äußere Bedingungen einen Einfluß: bei Wind und Regen wird in anderen Stellungen oder an anderen Orten wiedergekauet als bei trockenem Wetter (vgl. Abs. II, 2). Im Winter kauen die Tiere mittags in der Sonne liegend wieder, im Sommer suchen sie den Schatten auf und kauen mittags überhaupt nicht wieder. So konnte ich an dem im Wipsnade Park beobachteten Rot- und Damwild infolge ständig wechselnden Wetters in 6tägiger Beobachtung überhaupt keine Periodik des Wiederkauens feststellen. Die Tiere kauten außerhalb der unten erwähnten Äsungszeiten dann wieder, wenn das Wetter am trockensten war.

Bei den in freier Wildbahn beobachteten Tieren (Rotwild, Rehwild) wurde außerdem durch artfremde Tiere (Schwarzwild, Rotwild bei Rehen) und Menschen die Aktivität stark beeinflusst. So stellte ich bei zweimal auf zwei Wochen ausgedehnter Beobachtung fest, daß die Periodik des Wiederkauens an keinen zwei Tagen übereinstimmte. Lediglich die nicht so störungsempfindlichen Äsungszeiten ließen eine gewisse Regelmäßigkeit erkennen. In der Zeit von 1–3 Uhr wurde meist 1 h, von 5–8 Uhr 2 h, von 10–13 Uhr 2 h und von 16–24 Uhr 4 h geäst.

Innerartliche Einflüsse wirken in Gefangenschaft und in Freiheit (vgl. z. B. HAFEZ, 1953): Fördernd sind soziale Imitation, Aktivierung und Synchronisation. Als ein Kreishornwider von seinem Rudel weg zum Argalirudel (4 Tiere) gesetzt wurde, „einigten sich“ die beiden Parteien innerhalb von 48 Stunden auf einen Tagesrhythmus, der im großen und ganzen dem alten der Argalis entsprach (schon durch die Gehegewartung bedingt), aber deutlich einige Verschiebungen in Richtung der Gewohnheiten des Kreishornwidders aufwies. Störender Art sind folgende:

Ranghöhere machen häufig Rangniedere hoch. Das kann dazu führen, daß die Tiere überhaupt nicht mehr zum ruhigen Wiederkauen kommen (vgl. Abs. II, 2). Durch ein brünstiges Weibchen

wird unter Umständen die Tätigkeit einer Herde für Tage bestimmt. Bei Arten mit jahreszeitlich festgelegter Brunft ist der Einfluß am stärksten: Nach Beginn der Brunft nahm der Rothirsch „Franz“ im Münchener Tierpark praktisch keine Nahrung mehr auf. Er kaute in drei Tagen keine 4 h wieder. (Ich beobachtete bei Vollmond, und die genannten 4 h sind die Zeit, in der ich Wiederkauen nicht ausschließen kann, tatsächlich wiederkauen sah ich ihn nur minutenlang.)

Aus allen genannten Gründen war es nicht möglich, eine Tagesperiodik festzustellen. Die von mir beobachteten Tiere erledigten den größten Teil des Wiederkauens in der Zeit von 2 bis 14 Uhr: Reh (freie Wildbahn) und Damwild (Park, Freigehege): 70–80%; Ducker und Klippspringer (Stall): 75–95%.

Auch die Zeit, die von der Beendigung der Nahrungsaufnahme bis zum Beginn des Wiederkauens verstreicht, läßt sich nicht festlegen. So beobachtete ich manchmal, wie noch beim Fressen das Mundleerkauen in Wiederkauen überging, während in anderen Fällen nach dem Fressen 9 Stunden vergingen, ehe ein Tier wiederkaute. Im Durchschnitt aber begannen die Tiere 1–2 Stunden nach der Nahrungsaufnahme mit dem Wiederkauen und kauten 10–20 Perioden von 5 Minuten bis 1 Stunde am Tag.

1.5 Wiederkauen in besonderen Situationen

1.51 Harnen, Koten, Übersprung, Leerlauf

Die Stellung beim Harnen und Koten ist sozusagen eine „übertriebene“ Wiederkaustellung (vgl. II, 2.12). Manchmal kommt dabei – wohl auch infolge des ausgeübten Druckes – ein Ballen hoch und löst Wiederkauen aus (Ducker).

Einige seltene Male beobachtete ich Wiederkauen im Übersprung. So würgte ein junger Lamahengst, der gerade ein Weibchen heftig getrieben hatte und erregt neben ihm stand, etwas hoch und kaute es mit der den Tylopoden eigenen, wechselseitigen Wiederkaubewegung. (Beim Spucken hochgebrachter Panseninhalt wird nicht wechselseitig gekaut.)

Wenn Wiederkäuer nur Kraftfutter erhalten und nicht mehr wiederkauen, tritt anfangs häufig Wiederkauen im Leerlauf auf: Die Tiere liegen dabei aufrecht in typischer Wiederkaustellung (vgl. II, 2.1), würgen hoch (Speichel?) und kauen leer 6–8 Schläge mit knirschenden Zähnen und schlucken darauf wieder hinunter. Dies ist nicht zu verwechseln mit den Unterkieferbewegungen, die schon das Aufstoßen begleiten. Auch die Kaubewegungen eines Neugeborenen sind natürlich nicht als Leerlaufwiederkauen zu bezeichnen, wie es HAAS (1959) versehentlich tat.

1.52 Säugen

Die Kopplung Säugen–Wiederkauen ist bei den Paarhufern gruppenspezifisch. a) Bovidae:

Caprinae (*Nemorhaedus*, *Capra*, *Ammotragus*, *Hemitragus*, *Pseudois*, *Ovis*): Bei den eigentlichen Ziegen beginnt die Alte, sofort nach dem das Kitz zu saugen angefangen hat, heftig wiederzukauen, ganz gleich, was sie vorher tat, selbst wenn sie noch Halme vom Fressen im Maul hat. Hört das Kitz zu saugen auf, kaut die Alte den Ballen zu Ende und hört dann meist auf. Auch bei den übrigen Gattungen kauen säugende Tiere regelmäßig wieder, doch wirkt das Einsetzen nicht so heftig.

Bovinae (*Bubalus*, *Bibos*, *Bos*, *Phoëphagus*, *Bison*) kauen beim Säugen entweder wieder oder lecken das Junge oder schlagen stehend mit der Zunge.

Ebenso verhielten sich die beobachteten Antilopinae (*Boselaphus*, *Tragelaphus*, *Taurotragus*, *Alcelaphus*, *Connochaetes*).

Gazellinae, Giraffidae: Ich beobachtete mehrmals säugende Alttiere (Zungenaktivität), die nicht wiederkauten, jedoch nicht oft und auch nicht lange genug, um ausschließen zu können, daß die Tiere gelegentlich doch dabei wiederkauen.

- b) Cervidae (*Moschus*, *Capreolus*, *Odocoileus*, *Alces*, *Rangifer*, *Elaphurus*, *Hyelaphus*, *Alces*, *Sika*, *Dama*, *Rucervus*, *Rusa*, *Cervus*): Das Alttier beleckt das säugende Jungtier kräftig oder bewegt die Zunge mehr oder weniger heftig im Maul und sichert aufmerksam, kaut aber nie beim Säugen wieder. Im Gegenteil, solange es wiederkaut, weist es das Junge ab oder hört auf wiederzukauen und läßt das Junge trinken.
- c) Tylopoda (*Camelus*, *Lama*): Die Alte steht beim Säugen bewegungslos, kaut nicht wieder, beleckt das Junge nicht und bewegt die Zunge nicht im Maul. Es hängt nicht vom Vertrautheitsgrad der Tiere ab, ob sie beim Säugen wiederkauen. Zahme Cerviden kauen nicht dabei wieder, wilde Caprinae immer.

ANDERSSON u. a. (1958) benutzten die Möglichkeit, bei Ziegen durch Melken Wiederkauen hervorzuufen, zu Experimenten. Einzelne Versuchstiere begannen schon wiederzukauen, wenn sich der Melker (zu einer festen Zeit) näherte, andere bei Eutermassage. Apomorphin (0,3 mg/kg Lebendgewicht, intramuskulär) hemmte für etwa 40 Minuten das Wiederkauen beim Melken, die Tiere lecken dann intensiv.

Die Verfasser folgern, daß der Melkreiz direkt Gebiete des ZNS aktiviert, die das Wiederkauen kontrollieren.

Durch das Lecken der Alttiere – Bauchmassage, Afterreinigung – soll die Verdauung der Jungen angeregt und ihre Darmmentleerung erleichtert, oft erst ermöglicht werden (ANTONIUS, 1939). So erscheint eine Koppelung Säugen-Lecken (Cerviden) sinnvoll. (SETON, 1953, nimmt an, daß das Lecken der Jungen bei Herdentieren aus dem olfaktorischen „Erkennen müssen“ entstanden ist.) Nun ist andererseits auch das Wiederkauen immer mit einer starken Zungenaktivität verbunden. Meist ist sogar kurz vor einer Wiederkauperiode eine verstärkte Zungen- und Unterkieferfähigkeit zu beobachten (Abs. I).

Vielleicht wirkt die bei allen Pecora vorhandene Anregung der Zungenaktivität durch das Säugen bei den Boviden so stark, daß gleich Wiederkauen hervorgerufen wird. Vorteil des Wiederkauens beim Säugen ist: die Alte steht ruhig. Nachteil: kein Lecken, herabgesetzte Aufmerksamkeit. Das letztere können sich feindsichere Tiere (Gebirge: Caprinae, offenes Gelände, Herde: Antilopinae, große Arten, Herde: Bovinae) leisten, Cerviden jedoch, die ihr Jungtier in unübersichtlichem Gelände, abseits vom Rudel setzten und dort auch die erste Zeit säugen, nicht.

Das unterschiedliche Verhalten beim Säugen:

Tylopoda: Keine Zungenaktivität, kein Wiederkauen

Cervidae: Zungenaktivität, kein Wiederkauen

Bovidae: Zungenaktivität, Wiederkauen

entspricht übrigens dem von SCHÖNHOLZER (1959) beschriebenen Verhalten der Trinkeinleitung:

Tylopoda: Zungenbewegungen treten *nie* auf.

Cervidae: Zungenbewegungen können *vereinzelt* auftreten.

Bovidae: Zungenbewegungen treten *häufig* auf.

2. Modus des Wiederkauens

2.1 Körperhaltung

Wiederkauen ist nur in bestimmten Stellungen möglich, so daß man z.B. bei einem aufrecht liegenden (in der Jägersprache „sitzenden“) Tier schon von weitem, auch von hinten, an der Haltung des Halses, Lage der Ohren usw. erkennen kann, ob es gerade wiederkaut.

2.11 Liegend

- a) Das Tier liegt auf der Seite, Vor- und Hinterläufe sind mehr oder weniger ausgestreckt (Abb. 3a). Der Hals wirkt durch die erforderliche stärkere Biegung unnatürlich angespannt. Diese Stellung kommt nur ausnahmsweise vor, z.B. (als Abwechslung) bei sonst fast den ganzen Tag aufrecht liegenden alten Männchen oder beim Sitzen am steilen Hang zur Abstützung. Einzelne Arten (Guanako, Ren) nehmen diese Stellung häufig zum Sonnen ein und kauen auch dann dabei wieder. Allgemein bevorzugen auch hochträchtige Weibchen die Haltung, sofern sie sich überhaupt noch niedertun.

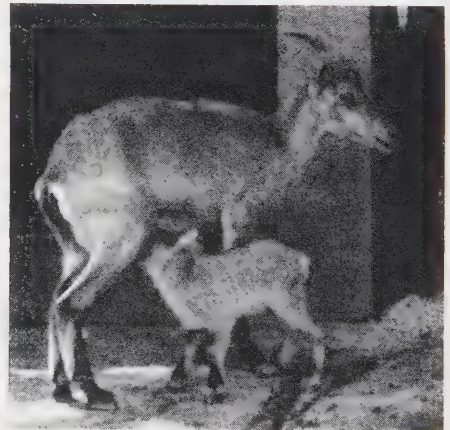


Abb. 3a bis d
Stellungen beim Wiederkauen

a) auf der Seite liegend (Mongol.
Gazelle, ♂)



b) stehend (Steinbock, ♂)



c) stehend säugend (Tur, ♀)

- b) Das Tier liegt aufrecht (sitzt), hat die vier Läufe eingeknickt auf einer Seite untergeschlagen, manchmal streckt es einen Vorderlauf nach vorne. Die Verbindungslinie Maul-Ohr oder Nase-Auge bildet mit der Halsachse einen Winkel von ungefähr 90° (bei Rindern größer), die Halsachse mit dem Boden einen von etwa 45° und mit der Körperlängsachse ebenfalls einen von 45° (Abb. 3 d, e). Die Lauscher sind etwas unter der Verlängerung Maul-Ohr nach hinten leicht angelegt. Werden die angegebenen Winkel um 20° über-



d) aufrecht liegend (Elen, ♀)



e) aufrecht liegend (Watussi, ♀♀)

oder unterschritten, z. B. bei Leck- und Kratzbewegungen, so hört das Wiederkauen auf. War die Unterbrechung nur kurz und wurde der Ballen nicht hinuntergeschluckt, so kaut das Tier weiter, nachdem es die Halsachse wieder in die durch den angegebenen Winkel gekennzeichnete Normallage zurückgebracht hat.

Bei Unruhe spielen die Lauscher nach allen Richtungen, ohne das Wiederkauen zu stören.

Dies ist die normale Haltung gesunder, vertrauter Tiere bei trockenem, windstillem Wetter und trockenem Boden (vgl. Tab. 7). Liegt das Tier ohne wiederzukauen und döst, so zieht es das Kinn mehr an oder schlägt den Kopf ein oder

legt ihn vorne auf und legt die Lauscher ganz an und schließt die beim Wiederkauen meist offenen Augen.

2.12 Stehend (Abb. 3b)

Alle vier Läufe sind gleichmäßig belastet, der Rücken ist häufig leicht gekrümmt, das Kinn wird am etwas gestreckten Hals hoch vorgehalten, die Halsachse befindet sich in der Medianebene des Rumpfes. Das dösende Tier hält den Kopf tiefer, das nicht wiederkauende das Kinn mehr angezogen.

Diese Stellung ist üblich, solange die Tiere nicht vollkommen vertraut sind (monatelang z.B. bei in ein neues Gehege gebrachten Giraffen; ruhige, eingewöhnte Tiere verkürzen diese Zeit) und bei nassem Boden. Bei windigem,

Tabelle 7. Beim Wiederkauen beobachtete Stellungen:
++ häufig, + seltener, (+) Einzelbeobachtungen

Unterfamilie	liegend	sitzend	stehend	ziehend	laufend
Camelinae	+	++	++	+	+
Tragulinae		++	++		
Moschinae		++	+		
Hydropotinae		++			
Muntiacinae		++	(+)		
Odocoilinae		++	(+)		
Alcinae	(+)	++	(+)		
Rangiferinae	+	++	++		
Cervinae	(+)	++	++	+	(+)
Okapiinae		(+)	++	+	
Giraffinae		++	++	+	
Antilocaprinae		++	+		
Cephalophinae		++	++		
Neotraginae		++	(+)		
Antilopinae		++	++	(+)	
Gazellinae	(+)	++	+	(+)	
Saiginae		++			
Caprinae	+	++	++	+	
Ovibovinae		(+)	++		
Bovinae	(+)	++	++		

regnerischem Wetter stellen sich die Tiere zum Wiederkauen, wenn sie keine geschützte Stelle aufsuchen, mit dem Rücken gegen den Wind. Die, welche beim Säugen wiederkauen (Abs. II, 1.52, Abb. 3c), stehen dabei natürlich auch. Die wiederkauenden Tiere eines Rudels kommen im Zoo häufig nicht dazu, liegend wiederzukauen, da sie vor Ranghöheren ständig ausweichen.

Tiere, die im Stall niedergetan wiederkauen, tun dies im Freien häufig stehend (Klippspringer, Okapi, Giraffen; Frankfurt). Die Watussiherde im Münchner Tierpark kaute im Freien nur stehend wieder, die im Kronberger Freigehege während 14tägiger Beobachtungszeit nur niedergetan, die im Wipsnade Park teils stehend, teils liegend.

2.13 In Bewegung

- a) Im Schritt: Das Tier zieht in der gerade beschriebenen Haltung, unter Umständen mit leicht rhythmischen Halsschwingungen, ruhig vorwärts. Das ist verhältnismäßig häufig zu beobachten, so beim tagelangen ruhigen Treiben während der Brunst des Weibchens (Giraffen, Rinder) oder beim Nachziehen des hochgewordenen und langsam weiteräsenden Rudels (Rotwild). Die von RUPPERT (1911) beobachteten Hirschziegentilopen kauten regelmäßig in Bewegung wieder.
- b) Im Trab und Galopp kauen die Tiere nur ausnahmsweise wieder. Nach BREHM tun es Dromedare regelmäßig. Ich beobachtete es häufig bei Vikugnas, die am Gehegezaun auf und ab liefen (Trab mit einzelnen Galoppsprüngen). Einmal sah ich einen Rotspießer vom 1. Kopf erschreckt hochwerden und dann spielerisch einige Runden galoppieren, wobei er immer noch wiederkaute.

2.2 Ort

Unter Umständen bedingt also ein anderer Ort eine andere Stellung (Abs. II, 2.12). Das ist nicht überraschend, da es bekanntlich Orte verschiedener Vertrautheitsgrade (HEDIGER, 1954: Heime verschiedener Ordnung) gibt und die Stellung beim Wiederkauen, wie gezeigt, mit dem Vertrautheitsgrad zusammenhängt.

Es fragt sich nun, ob Wiederkauen an bestimmte Plätze gebunden ist, wenn ja, ob es andere als die Schlafplätze sind.

Erklärung der verwandten Ortsbegriffe:

Stelle: je nach Größe oder Art $0,03\text{--}2\text{ m}^2$ (Ort, den ein Tier zum Liegen braucht)

Platz: einige m^2

Einstand, Gebiet: einige ar bis ha groß.

Zunächst einige Beobachtungen:

- a) Zwei persische Gazellen (mat. Weibchen) in einem rund 2 ha großen Freigehege (Kronberg) taten sich während 14tägiger Tag- und Nachtbeobachtung (Mai) nur an zwei bestimmten Orten nieder (Abb. 5) und kauten auch nur auf diesen Plätzen wieder, und zwar in der Zeit von 20 bis 6 Uhr immer am gleichen, dem Nachtplatz, und zwischen 8 und 18 Uhr immer auf dem zweiten, dem Tagplatz (Abb. 4). Von 6.30 Uhr bis 8 Uhr und 18 bis 20 Uhr waren die Tiere nie niedergegan.

Beide Plätze nahmen zusammen eine Fläche von rund 3 m^2 (= $0,015\%$ der Gehegefläche) ein (vgl. Abb. 5) und hatten durch die häufige Benützung keine bzw. nur noch eine sehr abgenutzte Grasnarbe. An diesen Plätzen, die mehr Raum boten, als zwei Gazellen zum Niedertun brauchen, gab es keine bestimmten Stellen zum Wiederkauen. Regelmäßig wurden die Tiere während der Ruhezeiten hoch, wechselten die Seite, auf der sie lagen und häufig die Stelle. Mehrmals zog eines der beiden allein auf einen der Plätze zum Wiederkauen, während das andere weiter äste. Doch meist taten sich beide gemeinsam nieder.

- b) Drei Mongolei-Kropfgazellen – eine andere Unterart der gleichen Art wie die vorigen – in einem Freigehege, dessen Waldanteil durch einen an einem Weiher vorbeiführenden Engpaß mit dem Wiesenteil verbunden war, verbrachten die Nacht (20 bis 7 Uhr, bei Regen gelegentlich schon bis 9 Uhr) im Wald, den Tag, auch während der heißen Mittagszeit, auf der Wiese (8 bis 19 Uhr). Diese Tiere benützten im Wald einen gemeinsamen Ort und daneben 3 bis 4 Plätze, an denen sich jeweils nur *ein* Tier niedertat. Auf der Wiese waren es vier bis fünf Einzelplätze.

- c) Im Wipsnade Park laufen etwa 30 chinesische Wasserrehe frei herum, meist einzellebende Böcke. Während einer 5tägigen Beobachtung konnte ich nicht feststellen, daß jemals ein Bock zum Wiederkauen einen schon einmal benutzten Platz wieder aufsuchte. Die Tiere bevorzugten bestimmte Gebiete, taten sich dort jedoch an einer beliebigen Stelle im hohen Gras nieder. f
- d) In Freier Wildbahn (Münstereifel, Arloff, Iversheim), einem Park (Richmond, London) und einem Freigehege (Kronberg) beobachtete Rotwildrudel suchten zum Wiederkauen zwar die gleichen Einstände auf, benutzten aber dort keine bestimmten Plätze.



Abb. 4. Bilder aus dem Gehege
a: Nachtplatz,



b: Tagplatz

- e) In Freigehegen beobachtete Elen- und Gnuherden bevorzugten weder bestimmte Plätze, noch bestimmte Gebiete zum Wiederkauen. (Ebenso verhielten sich Damwild, Argali, Mufflonrudel in Freigehegen.) Da es sich jedoch um relativ große Tiere handelt, hatte möglicherweise das Freigehege den Charakter des Einstandes.
- f) In kleinen Zoohegen benutzten einzelne Tiere häufig die gleichen, oft sonderbaren Stellen (Futterraufe, Steinbock; Futtertrog, Mähnschaf) zum Wiederkauen.

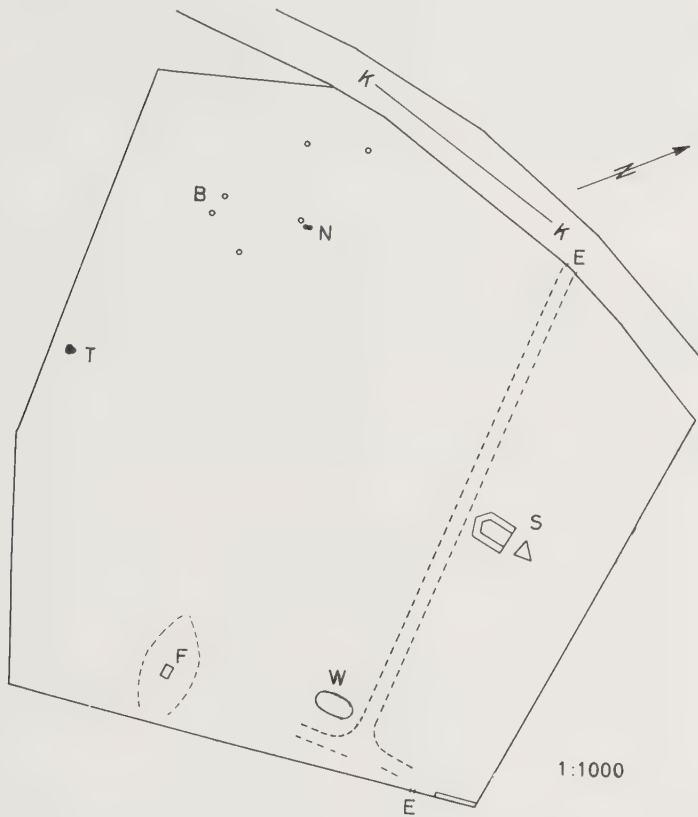


Abb. 5. Gehege der Persischen Gazellen (Georg von Opel-Freigehege für Tierforschung e.V.)
 N: Nachtplatz, T: Tagplatz, B: Bäume, S: Windschutz, W: Wäher, F: Futterraufe in einer Senke, E: Eingänge, K-K: Straße Kronberg-Königstein

Definition Rudel-Herde: Rudel: etwa 5–30 Tiere = standorttreue Sozialverbände; Herde: etwa 50 bis einige 100 Tiere = nomadisierende Großverbände.

Auf diese und ähnliche Beobachtungen hin lassen sich folgende Aussagen machen:

1. Pecora tun sich tagsüber an einem anderen Ort nieder als nachts.
2. An allen Orten, an denen sich ein Wiederkäuer niedertut, kaut er auch wieder.
3. Er kaut auch an Orten wieder, an denen er sich nicht niedertut.
4. Den Ort, an dem ein Tier nur stehend wiederkaut, sucht es nicht regelmäßig auf (zoohaltungsbedingte Ausnahmen).
5. Die Orte, an denen sie niedergetan wiederkauen, werden von einigen einzeln lebenden Arten und von allein lebenden männlichen Tieren anderer Arten regelmäßig aufgesucht.
6. Standorttreue Rudel benutzen zum Wiederkauen meist dieselben Einstände, in dem die Rudelmitglieder sich dann beliebig (der Ranghöchste hat die erste Wahl) verteilen.

7. Bei ausgesprochenen Herdentieren hat der Ort für das Wiederkauen keine Bedeutung. Wo die Herde niedergetan ist, wird wiedergekaut.

In den letzten beiden Fällen spielt der Individualabstand eine Rolle. An meinem heterogenen Material schwankte er stark. Anscheinend ist er in kleineren Gehegen größer. Doch habe ich hierzu keine Messungen durchgeführt.

Zwischenzusammenfassung

1. Die Einflüsse auf Form, Dauer und Häufigkeit des allgemeinen Wiederkauverhaltens (Rahmenhandlungen) wurden, soweit an dem gegebenen Material möglich, untersucht.
2. Mit zwei bis drei Wochen beginnt das Jungtier wiederzukauen.
3. Die Zeit, die ein gesundes Tier mit Wiederkauen verbringt, hängt von Art (Rohfasergehalt) und Menge des aufgenommenen Futters ab.

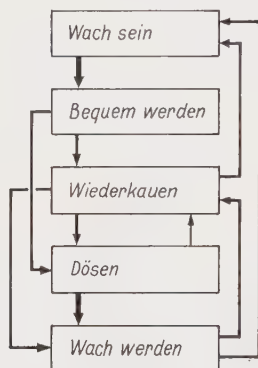


Abb. 6. Aufeinanderfolge der Verhaltensweisen

—: ausschließlich, —: überwiegend, —: kommt vor

4. Die Anzahl der Schläge, mit denen ein Ballen gekaut wird, schwankt bei jeder Art nur in bestimmten Grenzen.
5. Äußere Einflüsse wirkten so stark auf die Aktivität der beobachteten Tiere, daß ein eventuell vorhandenes spontanes Aktivitätsmuster des Wiederkauens nicht festgestellt werden konnte.
6. Die Kopplung Säugen–Wiederkauen ist gruppenspezifisch.
7. Die Normalstellungen beim Wiederkauen: Aufrechtliegen und Stehen werden mit den sie beeinflussenden Faktoren beschrieben.
8. Über das Aufsuchen eines Ortes zum Wiederkauen werden einige Gesetzmäßigkeiten festgestellt.

Für eine übersichtliche Darstellung der Aufeinanderfolge der einzelnen Verhaltenseinheiten (Abb. 6) fasse ich jeweils mehrere Tätigkeiten unter einem Oberbegriff zusammen:

Wiederkauen: Zungenschlagen, Aufstoßen, Unterkieferbewegungen, Kopf mit erhobenem Kinn Vorstrecken, Hochwürgen, Körperkonvulsionen, Kauen, Schlucken, Lauscher leicht angelegt Halten.

Dösen: Hals Verkürzen, Kinn Anziehen, Lauscher ganz Anlegen, Kopf vorne Auflegen oder gegen die Flanke Einschlagen, Augen Schließen, Dösen, Schlafen.

Wachwerden: Aufsetzen, Hochwerden, Kratzen, Lecken, Recken, Schütteln, Gähnen, Nässen, Koten.

Wachsein: Fressen, Saufen, Spielen, Paarung, Geburt, Kampf, Flucht, Ziehen, Laufen, Wälzen, Lautäußerungen, Nässen, Koten.

Bequemwerden: Boden und Artgenossen Beschnuppern, Scharren, Drehen, Einknicken, Nieder-tun, bequem Hinstellen, Nässen, Koten, Lecken, Säugen.

Das Vor- und Nachverhalten (vgl. Abs. I) macht am Tag etwa 2,5 Stunden aus, das eigentliche Wiederkauen (vgl. Abs. II, 1.2) 5 bis 6.

Die Zeit der Pause zwischen zwei Ballen, das Hochwürgen und Schlucken, beträgt 3–8 Sekunden, die des eigentlichen Kauens 30–60 Sekunden. Das macht am Tag:

Vor- und Nachverhalten: 2,5 h

Pausen, Hochwürgen, Schlucken: 0,5 h

Kauen: 5,0 h

Die eigentliche Kaubewegung nimmt also über 60% der für Wiederkauverhalten aufgewandten Zeit in Anspruch.

Sie soll im folgenden als von Gehegehaltung unbeeinflusste Kernhandlung eingehender untersucht werden.

III. Kauapparate und -bewegungen der Säugetiere

Die Säugetiere bewegen bekanntlich zum Beißen und Kauen den beweglichen Unterkiefer im Dentale-Squamosum-Gelenk (Abb. 7) gegen den fest mit dem Schädel verbundenen Oberkiefer. Dazu stehen auf jeder Seite 5 Muskeln zur Verfügung (Abb. 8, Abb. 13).

Insectivoren und Primaten bewegen beim Gebrauch der Schneidezähne, also beim Beißen, den Unterkiefer hauptsächlich vertikal: seine Längsachse bleibt in der Medianebene. Beim eigentlichen Kauen dagegen führt der Unterkiefer außerdem, da seine Molarenreihen etwas enger stehen als die des Oberkiefers, eine mehr oder weniger starke Lateralexkursion aus und kehrt dann in die Mediane zurück, wobei das eigentliche Kauen zwischen den Molarenreihen derjenigen Seite stattfindet, zu der hin die Exkursion erfolgte. Beim Beißen steht der ganze Unterkiefer etwas weiter vorn als beim Kauen. Solche universellen Kauapparate mit der Möglichkeit vertikaler, lateraler und longitudinaler (vgl. FIEDLER, 1953) Unterkieferbewegungen besitzen aber die übrigen Säuger nicht, sondern sie zeigen entsprechend den verschiedenen Ernährungsweisen verschiedene Spezialisierungen (vgl. Tab. 8, Abb. 11).

1. Carnivorentyp (ZEY, 1939)

Eine bei den Chiroptera angedeutete Spezialisierung ist bei den Feliden am weitesten fortgeschritten (Abb. 9a). Die Zahl der Backenzähne ist stark reduziert. Zähne, Gelenk und Muskulatur (Abb. 10: der Temporalis ist der beherrschende Muskel) sind auf eine schneidende, scharnierartige Auf- und Zu-Bewegung eingerichtet. Da jedoch die Unterkieferzähne bei den Feliden noch soviel enger stehen als die des Oberkiefers, daß sie nur jeweils auf einer Seite beißen können, hat sich bei ihnen eine gewisse Lateralbeweglichkeit erhalten. Dagegen ist bei den Ursiden und Meles die Möglichkeit lateraler und longitudinaler Bewegung durch eine den walzenförmigen Condylus zylinderförmig umfassende Gelenkausbildung genommen. Die Kauflächen dieser Tiere stehen horizontal, und der Unterkiefer ist ebenso breit wie der Oberkiefer. Dadurch gehören sie eigentlich auch zum

2. Omnivorentyp

Bei den Schweinen (Abb. 9b) bilden Praemolaren und Molaren eine „Kaubatterie“. Die Kaufläche ist horizontal, Oberkiefer und Unterkiefer sind gleich breit.

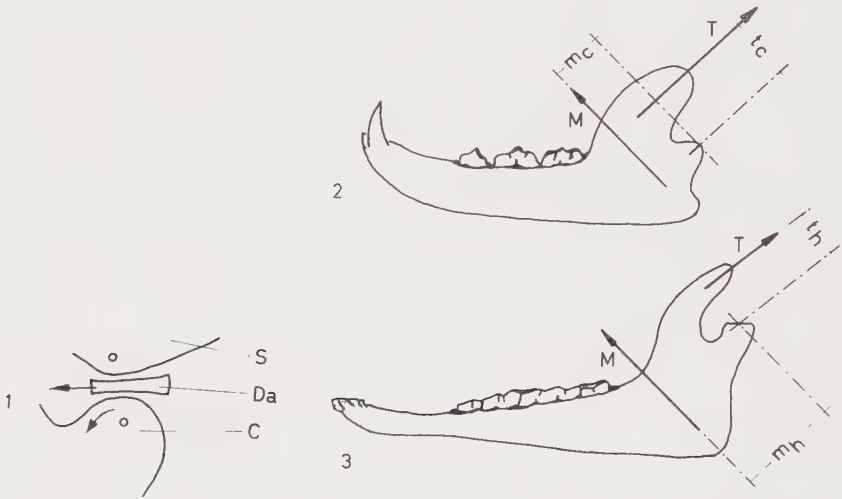


Abb. 7. Schematische Darstellungen zum Säugetierkauapparat: 1. Gelenk (nach HJORTSÖ, 1954), 2. Unterkiefer eines typischen carnivoren und 3. eines herbivoren Säugetieres (nach MAYNARD SMITH und SAVAGE, 1959). C: Condylus, Da: Discus articularis, M: Masseter, mc: Abstand der Masseterwirkungslinie vom Gelenk bei den Carnivoren, mh bei den Herbivoren, S: Squamosum, T: Temporalis, tc: Abstand der Temporaliswirkungslinie vom Gelenk bei den Carnivoren, th bei den Herbivoren

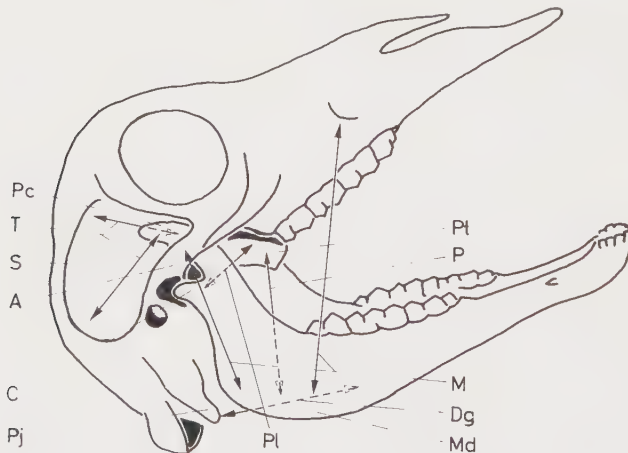


Abb. 8. Wirkungsrichtung der Kaumuskeln

A: Arcus zygomaticus, C: Condylus, Dg: Digastricus, M: Masseter, Md: Mandibel, P: Pterygoideus medialis, Pc: Processus coronoideus, Pl: Pterygoideus lateralis, Pt: Pterygoideus medialis, S: Squamosum, T: Temporalis, Pj: Proc. jugularis

Ähnliche Apparate besitzen die Proboscidea, Sirenia, Chinchillidae und einzelne Macropodidae. Obwohl Ober- und Unterkiefer gleich breit sind, schieben diese Tiere beim Kauen nach dem vertikalen Schließen noch horizontal quetschend die Unterkieferkauflächen einige mm an ihrem Oberkiefer vorbei, wobei beide Molarenseiten in Tätigkeit sind.

Tabelle 8. Kennzeichnende Merkmale der Kauapparate einiger Säugetiergruppen
 ××: Typische oder maximale Ausbildung: × Ähnliche oder teilweise Ausbildung

	Molaren- batterie	Diastema	Oberkiefer breiter als Unterkiefer	Schrägstellg. der Kau- flächen	Lat.-Beweg- lichkeit des Unterkiefers	Longitudin.- Beweglichk. d. Unterkief.
Vombatidae	×		×	×	×	×
Macropodidae	××	×	×	×	×	×
Insectivora	×		×		×	
Chiroptera			×		×	×
Lagomorpha	×	×	×	×	×	×
Octodontidae	×	×		×	×	×
Bradypodidae			×		×	×
Tubulidentata			×	×	×	?
Felidae					×	×
Ursidae	×					
Suidae	×					
Tylopoda	×	×	×	×	×	
Ruminantia	×	×	×	×	×	
Perissodactyla	×	×	×	×	×	
Hyracoidea	×	×	×	×	×	
Proboscidea	×	×			?	?
Sirenia	×				?	?
Primates					×	×

3. Die Kauapparate der ausgesprochenen Pflanzenfresser (Abb.9) Macropodidae, Rodentia, Lagomorpha, Tylopoda, Ruminantia, Perissodactyla, Hyracoidea haben einige Merkmale gemeinsam, durch die sie sich von den übrigen unterscheiden:

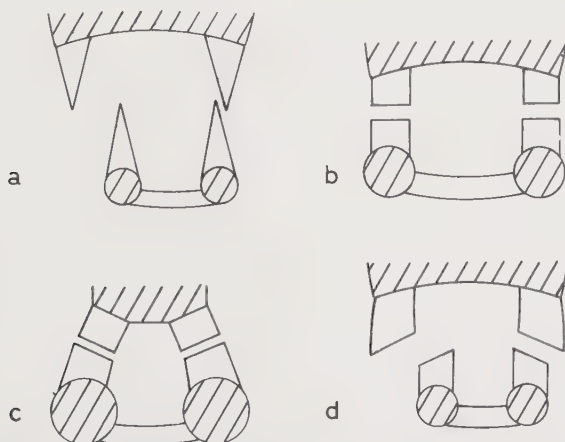


Abb. 9. Spezialisierte Kauapparate: Schematische Querschnitte durch die Molarenregion.

/// : geschnittener Knochen a) *Felis*, b) *Sus*, c) *Myocastor*, d) *Bos*

Wie beim Omnivorentyp sind Molaren und Praemolaren gleich ausgebildet und zu einer Kau-
batterie vereinigt, doch stehen die Kauflächen nicht horizontal, sondern schräg und stark aniso-
gnath: Unterkiefer und Oberkiefer sind verschieden breit. Die physiologische Bedeutung dieser
unterschiedlichen Ausbildung wird einem leicht verständlich, wenn man den verschiedenen Tieren
beim Fressen zusieht: Schweine zerquetschen vor allem mit der scharnierartigen Auf-Zu-Bewegung
das Futter zwischen horizontalen bunodonten Molarenflächen – diese Art der Aufbereitung ge-
nügt für ihre Nahrung. Dagegen haben die Pflanzenfresser für die Nahrungsaufnahme und die
eigentliche Zerkleinerung sozusagen zwei Apparate, die durch das Diastema getrennt sind. Beim
Abrupfen mit den Schneidezähnen sind die Molaren nicht in Tätigkeit. Ein einfaches Zusammen-
pressen der Kiefer würde nicht für die Zerkleinerung ihrer Nahrung genügen: sie zerschneiden
und zermahlen ihr Futter durch das aneinander Vorbeigleiten ihrer aufeinander gepreßten, mit

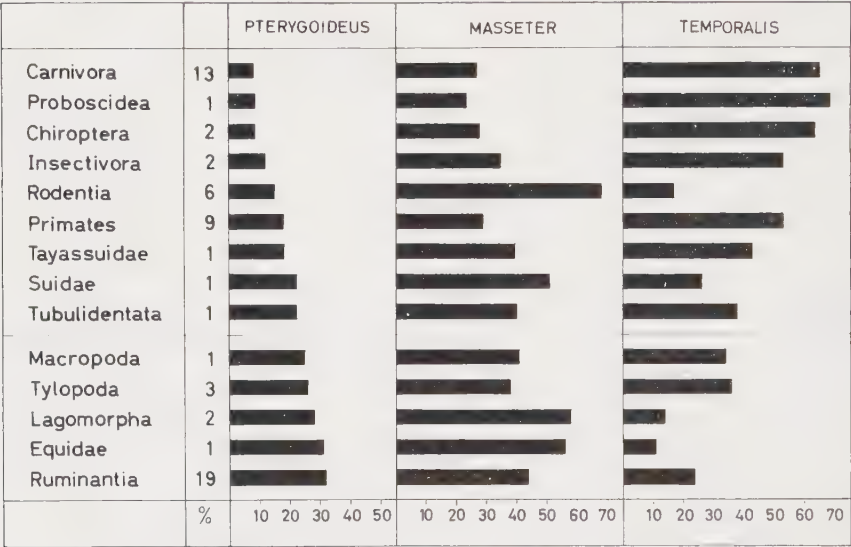


Abb. 10. Gewichtsverhältnis von Masseter, Temporalis und den beiden Pterygoidei bei
einigen Säugetiergruppen (in % der Gesamtschließmuskulatur, s. Fußnote S. 708). Die
Angaben über die nicht zu den Ungulaten gehörenden Säuger sollen lediglich zur Charak-
teristik der Eigenart der Wiederkäuer dienen. Entsprechend der geringen Anzahl der
untersuchten Vertreter haben sie keinen Eigenwert für die Kennzeichnung der Verhältnisse
der betreffenden Ordnungen

scharfen Rinnen und Kanten versehenen selenodonten Molarenflächen. Diese Lateralbewegung
ist nur bei Schrägstehen der Kauflächen möglich. Die Lage des Unterkiefergelenks ist, wie schon
MAYNARD SMITH und SAVAGE (1959) klar formuliert haben, bei Herbivoren und den Carnivora
verschieden (vgl. auch ARENDSSEN, 1951): Bei den Pflanzenfressern liegt dieses Gelenk nicht wie bei
den Carnivora ungefähr in Höhe der Kauebene, sondern weit darüber (Abb. 7). Der Abstand
zwischen Gelenk und der Hauptwirkungsline des Masseter ist dadurch wesentlich größer als der
Abstand zwischen dem Gelenk und der des Temporalis. Dadurch wird bei den herbivoren
Eutherien die Wirkung des hier besonders starken Masseters noch verstärkt, bei den Raubtieren
die des bei ihnen mächtigen Temporalis (Abb. 10).

Den Fleischfressern ist mit einer starken Schere, den Pflanzenfressern mit einer leistungsfähigen
Quetsch- und Reibmaschine gedient. Innerhalb der Pflanzenfresser ist nun die für eine Lateral-
bewegung erforderliche Anisognathie und Schrägstellung der Kauflächen anders erreicht: Bei

den Nagern (Abb. 9c, charakteristisch bei *Hydrochoerus*, *Myocastor*, *Cavia*) ist der Unterkiefer massiger und breiter als der Oberkiefer, und die Kauflächen sind von latero-dorsal nach medio-ventral schräggestellt. Dagegen ist bei den übrigen Gruppen, deren Kauapparate ich als solche

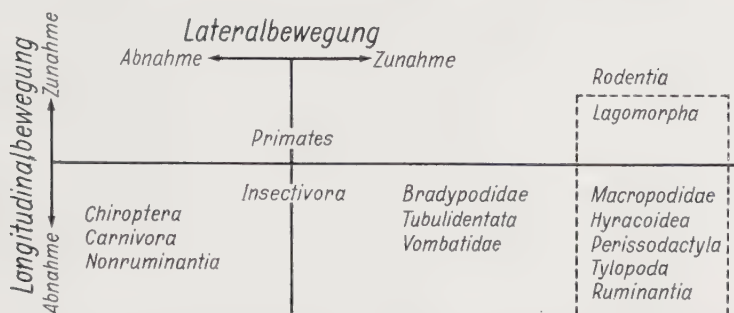


Abb. 11. Bewegungsmöglichkeiten des Unterkiefers bei einigen Säugetiergruppen
-----: Huftiertyp

des Huftiertyps bezeichne (Abb. 9d, Macropodidae, Lagomorpha, Tylopoda, Ruminantia, Perissodactyla), der Unterkiefer wesentlich enger als der Oberkiefer, und die Kauflächen sind von medial-dorsal nach lateral-ventral schräggestellt. Die genaue Beschreibung dieses Apparates und seiner Bewegungen erfolgt in Abschnitt IV.

IV. Bau und Funktion des Kauapparates bei den Wiederkäuern

1. Anatomie

Zur Orientierung über den passiven Apparat gebe ich einige Unterkiefermaße der von mir untersuchten Tiere an (Abb. 12, Tab. 9). Am Unterkiefer greifen auf beiden Seiten 5 Muskeln an (Abb. 8, Abb. 13). Der Digastricus hilft beim Öffnen, das aber hauptsächlich durch das Gewicht des Unterkiefers und das Nachlassen seiner Heber bewirkt wird. Der Pterygoideus lateralis, wie der Digastricus ein sehr kleiner Muskel (weniger als 10% der Gesamtmuskulatur), greift (vgl. CARLSÖÖ, 1956) am Condylus an und ist beim Vorschub des Unterkiefers, bei den Wiederkäuern vor allem beim Schwenken nach der gegenüberliegenden Seite, tätig (ZENKER und ZENKER, 1955).

Tabelle 9. Einige Unterkiefermaße der Wiederkäuer, Meßpunkte vgl. Abb. 12

	in % der Unterkieferlänge				in % der Unterkiefer-Molarenbatterielänge				α°
	a	b	c	d	e	f	g	h	
Tylopoda	21-27	42-45	28-37	33-42	59-69	79-98	5-11	22-15	135-145
Tragulina	13-14	48-51	50-53	40-43	55-57	66-68	8-9	7-8	130-140
Pecora	17-27	37-50	32-44	22-47	50-79	86-110	5-10	10-17	110-140
	13-27	37-51	28-53	22-47	50-79	66-110	5-11	7-17	110-145

Tabelle 10. Anteil des Masseter, des Temporalis und der beiden Pterygoidei an der gesamten Kauschließmuskulatur einiger Wiederkäuer (s. Fußnote S. 708)

Familie	Unterfamilie	Unters. Individ.	% der Kauschließmuskulatur		
			Mass.	Temp.	Pter.
Macropo- didae	Macropo- dinae	1	41	34	25
Camelidae		3	38	36	26
Tragulidae		2	42	21	37
Cervidae		5	39	33	29
Bovidae	Cephalo- phinae	2	44	25	30
	Antilo- pinae	2	44	18	38
	Caprinae	21	46,5	22,5	31
	Bovinae	7	54	16	30
			40–50	20–30	30

Der Temporalis unterstützt auch die Lateralbewegung nach der gegenüberliegenden Seite, tritt vor allem aber beim Zerbeißen in Tätigkeit. Die Schlinge Masseter-Pterygoideus medialis endlich (Abb. 8, Abb. 13) ist für die ausholende und beim Zurückkehren mahlende Bewegung der Wiederkäuer von ausschlag-

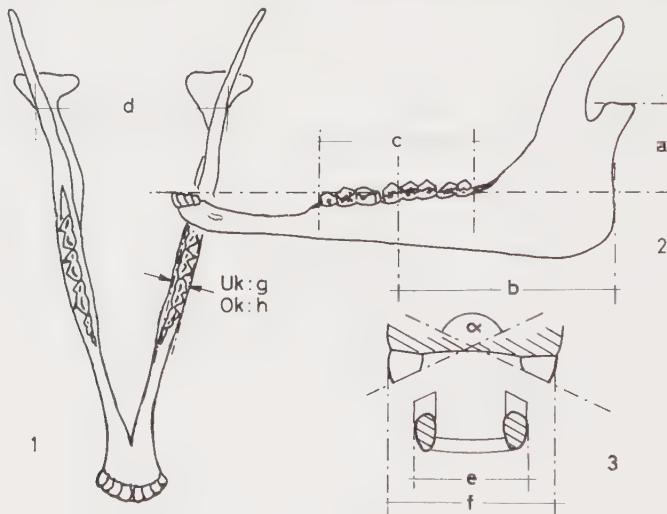


Abb. 12. Wiederkäuerunterkiefer: 1. von oben, 2. von der Seite, 3. Querschnitt; Bezeichnung der Meßpunkte für die Maße der Tabelle 9

gebender Bedeutung. Um Kraft und Arbeit eines Muskels zu bestimmen, wurden verschiedene Methoden angewandt. SCHUHMACHER (1961) benutzt folgende Formeln:

$$\text{Kraft (kg)} = 10 \times \frac{\text{Gewicht (g)}}{\text{Faserlänge (cm)}} \times C,$$

$$\text{Arbeit (mkg)} = K (\text{kg}) \times \text{Verkürzung}$$

$$\text{Verkürzung} = \frac{1}{2} \text{ Faserlänge (cm) (WEBER-FICKSches Gesetz.)}$$

So erhält er für die Arbeit eine Gleichung, bei der die Faserlänge herausgefallen ist und nur noch das Gewicht des Muskels auftritt (PFUHLsche Formel). Über die Gültigkeit einer solchen Formel kann ich nicht urteilen. Es erscheint aber dennoch berechtigt, als Verhältnismaß (Übersichts-Schätzwert) für die Arbeit zweier Muskeln beide Gewichte zu nehmen. „Wenn auch das relative Gewicht nicht die absolute Kraftwirkung der einzelnen Muskeln wiedergibt –

Tabelle 11. Kaumuskelgewichte einiger untersuchter Huftiere (abgerundet auf volle g)

	Frischgewicht (g)		Trockengewicht (g)	
	l	r	l	r
<i>Camelus bactrianus</i>	1957	1975	876	917
<i>Lama guanicoe</i>	137	137	38	38
<i>Tragulus javanicus</i> I	32	35	12	14
II	39	36	14	13
<i>Cephalophus monticola</i>	9	10	3	3
<i>Kobus ellipsiprymnus</i>	283	263		
<i>Connochaetes gnou</i>	24	23	10	10
<i>Capra hircus</i>	114	122	31	34
<i>Capra ibex ibex</i>	46	47	12	13
<i>Capra ibex sibirica</i>	64	67	20	21
<i>Ovis aries</i> I	15	15	4	4
II	140	142	41	44
III	157	153	52	50
IV	192	190	61	58
<i>Ovis ammon musimon</i> I	6	7		
II	55	51	13	12
III	63	63	22	22
IV	73	76	21	22
<i>Bos javanicus</i>	1188	1175	287	284
<i>Bos taurus</i> I	142	142	42	42
II	1201	1182	524	478
<i>Bos bison bonasus</i>	29	31	7	7
<i>Bos bison bison</i>	927	918	398	374
<i>Tayassus</i>	175	186	86	86

um diese bestimmen zu können, müßte bei Ursprungs- und Ansatzkenntnis der physiologische Querschnitt festzulegen sein –, so erlaubt ein tabellarischer Vergleich verschiedener Arten untereinander doch einen ungefähren Rückschluß auf die jeweilige maximale Arbeitsleistung“ (STÖCKER, 1957). Das Gesamtgewicht der Kaumusculatur, ausgedrückt in Prozent des Unterkiefergewichts, war bei den untersuchten Wiederkäuern (im Mittel 130 %) bedeutend geringer als bei den

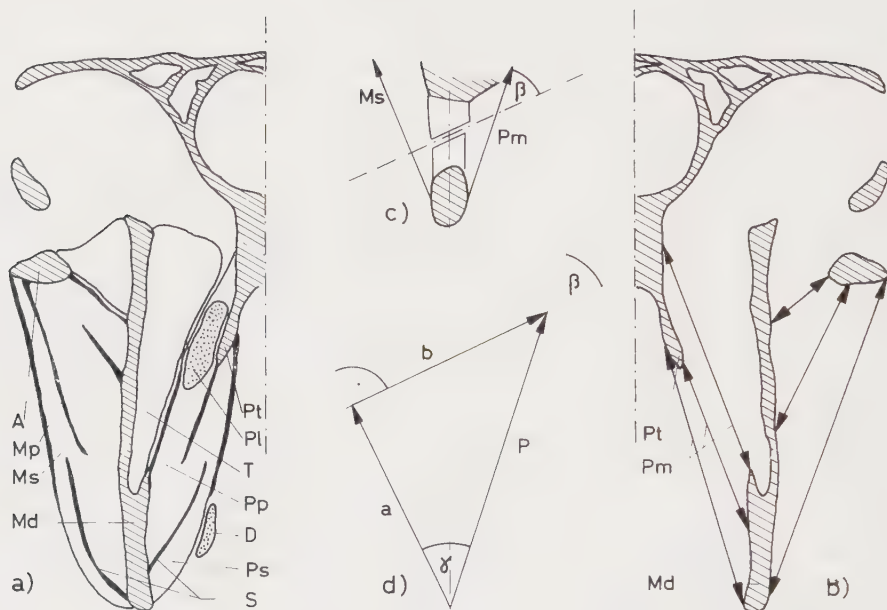


Abb. 13. Masseter-Pterygoideusschlinge: a) Querschnitt durch die Schädelhälfte eines Schafes; b) in das Skelett eingezeichnete Pterygoideus-medialis- und Masseterwirkungs-
linien; c) Winkel, welche die Muskelwirkungs-
linien mit der Kaufläche bilden; d) Zerlegung
der Pterygoideuskraft in eine Zieh- und Preßkraft.

A = Arcus zygomaticus, a = Preßkraft $P \times \cos \gamma$, b = Ziehkraft $= P \times \cos \beta$, D = Digastricus, Pl = Pterygoideus lateralis, Md = Mandibel, Mp = Masseter profundus, Ms = Masseter superficialis, P = Kraft des Pterygoideus medialis, Pm = Pterygoideus medialis, Pp = Pterygoideus medialis profundus, Ps = Pterygoideus medialis superficialis, Pt = Pterygoid, S = Sehnenspiegel, T = Temporalis

übrigen Pflanzenfressern (Nutria, Wasserschwein, Pferd, im Mittel 240%) und den Fleischfressern (über 300%). Die Unterkiefergewichte im Verhältnis zu den Schädelgewichten (als Maß für das Körpergewicht) weisen bei den einzelnen Gruppen dagegen keine beachtenswerten Unterschiede auf. So scheint die Einrichtung des Wiederkauens Muskelarbeit zu sparen. Die Muskeln wurden gleich nach der Sektion und nochmals nach Trocknung gewogen. Beide Messungen ergaben keine wesentlichen Unterschiede in den Verhältniszahlen. Absolut lagen die Frischgewichte etwa 3,5mal so hoch wie die Trockengewichte (Tab. 11). In Tabelle 10 führe ich die Verhältniszahlen aller bisher an Wiederkäuern gemessenen Muskelgewichte auf.¹⁾

Die Muskeln der rechten und der linken Seite unterscheiden sich im Gewicht sehr wenig (maximal 10% bei Individuen mit sogar stark unterschiedlicher Bezahnung, Tab. 11).

¹⁾ Die Einzelwerte wurden aus Platzgründen nicht aufgenommen. Sie können beim Verfasser eingesehen werden. Neben den eigenen Messungen wurden die von BECHT (1953), DAVIS (1955), FRICK (1951), KOK (unveröffentlicht), MÜLLER (1933), SCHUHMACHER (1961), SCHUHMACHER und REHMER (1960), STARCK und WEHRLI (1935), STÖCKER (1957) und ZEY (1939) mitverwertet.

Tabelle 12. Winkel gegen die Vertikale, unter denen der Pterygoideus angreift (vgl. Abb. 13)

	β	γ
Kamel	45	45
Guanako	50	40
Kantschil	30	60
Reh	50	40
Schaf	40	50
Banteng	55	35
Bison	50	40

Durch die starke Beanspruchung der Masseter-Pterygoideusschlinge bei den Kauapparaten des Huftiertyps erklärt sich die verhältnismäßig kräftige Ausbildung des Pterygoideus bei diesen Gruppen (25% der Schließmuskulatur, Abb. 10, Tab. 10). Je größer der Winkel, unter dem der Pterygoideus am Unterkiefer angreift (in grober Vereinfachung darf als Wirkungslinie deren Projektion in die Schnittebene genommen werden), um so stärker wird der Ziehanteil und um so geringer der Preßanteil (Abb. 13) der aufgewandten Muskelarbeit. So ist also anzunehmen, daß der Pterygoideus medialis beim Banteng mehr Preß- als Zieh- (= Mahl-) Arbeit leistet und beim Kantschil mehr Zieh- als Preßarbeit (Tab. 12). Beim Kamel wird die Arbeit des Muskels gleichmäßig auf beide Wirkungsweisen verteilt. Der Wirkungsgrad ist dann optimal (Abb. 13).

2. Modus der Bewegung

Beim Grasens, Abrupfen mit den Schneidezähnen, wird der Unterkiefer vertikal auf und zu bewegt. Die Molaren in Ober- und Unterkiefer sind dann nicht in Tätigkeit; beim Schließen des Maules berühren sie sich gerade, hindern aber wegen ihrer anisognathen Stellung nicht (Abb. 14), daß die Schneidezähne zubeißen. Beim Kauen bzw. Mahlen mit den Backenzähnen bleibt die Spitze des Maules immer geöffnet: die Schneidezähne sind nicht tätig und nicht im Wege (vgl. ARDRAN u. a., 1958). Zur besseren Übersicht teile ich die Bewegung des Unterkiefers beim Kauen in 3 Phasen ein, die mehr oder weniger fließend ineinander übergehen (Abb. 14, 15).

1. Öffnen. Dabei sind drei Möglichkeiten zu unterscheiden:

- 1.1 vertikales Öffnen: die Achse des Unterkiefers bleibt in der Medianen.
- 1.2 laterales Öffnen: der Unterkiefer schwingt von Beginn an nach der Seite, nach welcher in der 2. Phase geschwenkt wird.
- 1.3 ausholendes Öffnen: der Unterkiefer schwingt zuerst nach der der 2. Phase entgegengesetzten Seite.

2. Laterales Ausholen: der Unterkiefer schwingt in einem flachen Bogen seitwärts, wobei die Seite, deren Molaren mahlen werden, etwas angehoben ist.
3. Arbeitsphase (Schließen): mahlend und quetschend fahren die Molarenreihen der Seite, nach welcher die Exkursion erfolgte, aneinander vorbei, bis sich die inneren Molarenreihen gerade berühren. Manche Individuen mahlen so heftig.

daß der Unterkiefer etwas darüber hinausführt. Vor Beginn der neuen ersten Phase muß er dann in die Mittellage zurück.

LUBOSCH (1907) und durch ihn angeregt SCHNEEBERGER (1911), RUPPERT (1911) und SCHWARZ (1914) haben diese Bewegungen an einzelnen Zootieren vergleichend beobachtet. Sie nahmen starre artspezifische Ausführungsformen an und zeichneten für jedes beobachtete Tier einen „Kautypus“ nach Art der Ab-

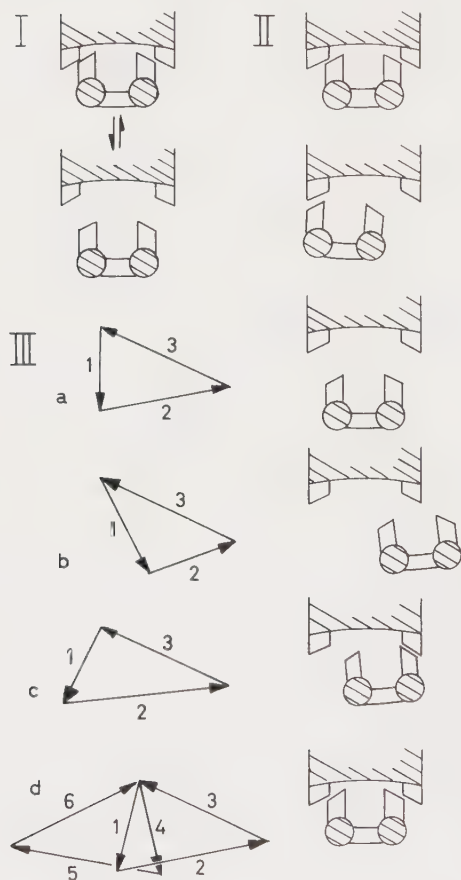


Abb. 14. Bewegungsphasen des Unterkiefers: I beim Gebrauch der Schneidezähne; II bei Gebrauch der Backenzähne (schematische Querschnitte durch die Backenzahnregion, ///: geschnittener Knochen); III Schematische Darstellung der Bewegungsphasen beim Kauen: a) vertikales Öffnen, b) laterales Öffnen, c) ausholendes Öffnen, d) alternieren des Kauens. (1–3 Bewegungsphasen, ↗ Bewegungsrichtung des Unterkiefers)

bildung 14,3 auf. Die Tatsache, daß verschiedene Beobachter bei der gleichen Art, zum Teil am gleichen Tier, zu anderen Formen (LUBOSCH und RUPPERT: Elenantilope; RUPPERT und SCHWARZ: Rappenantilope) oder bei nahe Verwandten zu grundsätzlich verschiedenen Formen (SCHNEEBERGER: Kamel – Dromedar; SCHWARZ: Yak – Bison – Wisent) gelangten, scheint sie nicht gestört zu haben. Alle nahmen fälschlich an, die dritte Phase verlaufe horizontal (Abb. 14, III). Dabei hätte ihnen auch nur eine flüchtige Untersuchung einiger Kauapparate und ein etwas genaueres Hinschauen gezeigt:

1. Die Bewegung der schräg aufwärts führenden dritten Phase, bei der die Molarenreihen scharf mahlend aneinander vorbeifahren, ist durch die Molarenflächen festgelegt.
2. Die Bewegung der zweiten Phase ist gegen ihr Ende, wenn sich die Molaren zu berühren beginnen, anatomisch, zu Beginn überwiegend durch die Bewegungsart der ersten Phase bedingt.
3. Die Bewegung der ersten Phase ist nicht starr festgelegt. Im allgemeinen öffnen gesunde Tiere aller Arten mehr oder weniger seitwärts ausholend. Dadurch erhält die ganze Kaubewegung einen gewissen Fluß: die Spitze des Unterkiefers beschreibt annähernd einen Kreis bzw. eine Ellipse (Abb. 14, III). Tylopoden kauen alternierend (vgl. Abs. IV, 5) und holen nach der Seite aus, nach welcher der letzte Schlag erfolgt; die Unterkieferspitze beschreibt eine Acht (Abb. 14, III d).

Bei einzelnen alten Tieren mit schwerem Unterkiefer (Wisent) verliert die Bewegung ihren Schwung; der Unterkiefer fällt vertikal öffnend nach unten und wird dann erst richtig in Bewegung gesetzt (Abb. 14, III a).

Tabelle 13. Zur Form der Wiederkaubewegung

	Max. Auslenkung mm (Film)		Dauer (sek/64)			
	senkrecht	seitlich	Öffnen	Ausholen	Mahlen	Pause
Kamel ad	11	11	20	20	15	15
Damwild iuv	4,5	5,5	6,5	6,5	7,5	18
Nilgau ad	8	13	7,0	7,5	9	15
iuv	11	7,5	13,5	9	10	6
Schaf ad	6,5	12	5	9	11	19
iuv			5	8	9	15

Andere Tiere ziehen den Unterkiefer gleich von Beginn an nach der Seite der Exkursion (Abb. 14, III b), doch ist dies individuell verschieden und nicht an systematische Gruppen gebunden. Ich sah Tiere der gleichen Art vertikal, lateral und ausholend öffnen. LUBOSCH (1907) gibt für Giraffen vertikales Öffnen an. Ich habe über 20 ausholend öffnende Tiere beobachtet. SCHNEEBERGER (1911) und SCHWARZ (1914) geben für Zebus laterales Öffnen an. Alle gesunden Zebus, die ich beobachtete, kauten ausholend. BECHT (1953) hat einen solchen gefilmt. Besonders bei kleinen Tieren sind diese Einzelheiten schwierig zu beobachten. Wie weit z. B. jeweils der Unterkiefer geöffnet bzw. seitlich geführt wird, ist nur durch das Auswerten von Filmen festzustellen. Es gibt gruppenspezifische – anatomisch bedingte – Unterschiede (Beispiel in Tab. 13). Im übrigen ist dies so schwierig – es würde eine mathematische Analyse des Apparates erfordern – und kostspielig, da man sie an einer großen Zahl von Individuen durchführen müßte, um brauchbare Mittelwerte zu bekommen, daß ich auf weitere Untersuchungen dieser Art verzichtete.



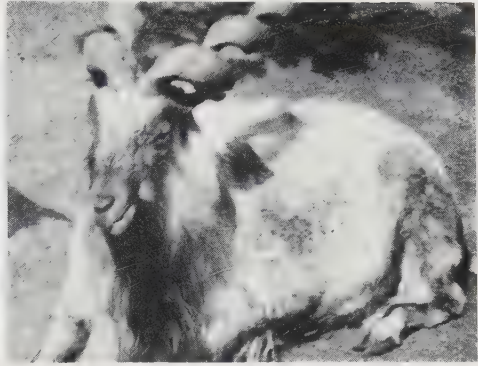
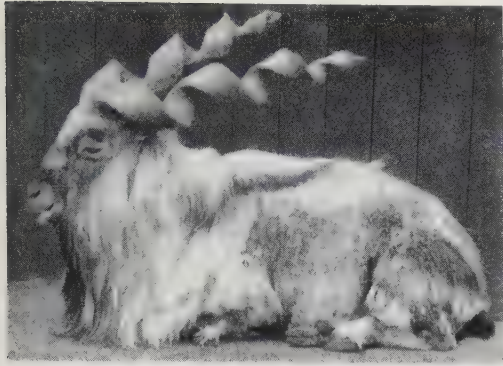
Abb. 15. Stellungen des Unterkiefers: links gegen Ende der ersten oder zu Beginn der zweiten Phase, rechts gegen Ende der zweiten oder zu Beginn der dritten Phase.
a) Damwild (ad ♀)



Abb. 15. b) Giraffe (ad ♀)

Ich stelle nochmals heraus: Die Kaubewegung ist grundsätzlich bei allen Wiederkäuern gleich aufgebaut: (vertikales, laterales, meist ausholendes) Öffnen – Laterales Ausholen – Mahlen. In der Weite des Öffnens und Ausholens sowie Schrägheit der eigentlichen Mahlbewegung ist sie anatomisch bedingt und damit gruppenspezifisch.

Folgende Abschnitte der Bewegung sind individuellen Schwankungen unterworfen: beim Abschluß des Mahlens kann der Unterkiefer über die Mittellinie hinausgehen, braucht es aber nicht, der Unterkiefer kann das Maul mehr oder weniger vertikal oder sich seitlich bewegend öffnen.



c) Markhor (ad ♂)



Abb. 15. d) Steinbock (ad ♂)

Die vom Bau her die Bewegung bestimmenden Faktoren überwiegen so stark, daß bei allen erwachsenen Tieren gleichen Geschlechtes mit gesundem Gebiß die Wiederkaubewegung genau gleich ausgeführt wird. Beim Freßkauen sind die einzelnen Bewegungsteile durch die unterschiedliche Futterkonsistenz häufig abgeändert und unregelmäßig.

3. Rhythmik

Meist wirkt eine der drei Bewegungsphasen betont, sie wird relativ schneller und heftiger ausgeführt, der Phasenrhythmus ist aber nicht artspezifisch. Ich beobachtete im gleichen Rudel (*Odocoileus*, *Muntiacus*) Tiere, welche die 1. und solche, welche die 2. Phase betonten. Weitaus am häufigsten wird die 2. Phase am schnellsten ausgeführt. Tiere, welche die 3. Phase betonen, wie der von BECHT (1953) gefilmte Zebu, sind selten. Ich nehme an, daß mit ihrem Gebiß etwas nicht stimmt, habe es aber nie überprüfen können.

Häufig ist keine besondere Betonung festzustellen. Dagegen ist der Schlagrhythmus, der die ganzen Kaubewegungen innerhalb einer Serie beherrscht, artspezifisch und meist mit bloßem Auge eindeutig festzustellen. Bei folgenden Gattungen ist die Pause nach jedem zweiten Schlag länger als die vorhergehende, d. h. die Tiere kauen im Zweiertakt: *Camelus*, (*Moschus*), *Rangifer*, (*Elaphurus*), (*Cervus*), *Aepyceros*, (*Capra*), *Ammotragus*, *Ovis*. Bei den in Klammer gesetzten Tieren war er häufig nicht zu erkennen.

Tabelle 14. An einzelnen Individuen gemessene Frequenzwerte beim Wiederkauen (Schlagzahl/Minute)

Kamel ad ♀	Rothirsch 1 Ja. ♂	Giraffe ad ♀	Wasserreh ad ♂	Giraffen- gazelle ad ♂	Hirschziegen- antilope ad ♀
90-					-135
-					-
-					-
-					-
85-					-130
-					-
-					-
-					-
80-					-125
-			+		-
-	+++		++		-
-	+++++		+		-
7 -	+++		+++		-120
-	++ + + + + + + +		++		-
-	++ + + + + + + +				-
-	++ + + + + + + +				-
-	++				-
70-					-115
-			+	+	-
-					-
-					-
65-		+		+++	-
-		+	+	++	+
-		++		+++	-
-		+++++			++
-		++		++	+
-	+++++	+++++		+	+++++
60-	+++++	+++++			++
-	+++++			+	-
-	+++++	+			-
-					-
55-					-100
-					-
-					+

Die beiden beobachteten Vertreter der Untergattung *Tragulus* kauten während einer Beobachtungszeit von 8 Tagen bzw. 3 Monaten genau in einem Dreierhythmus: nach jedem Kauschlag war die Pause deutlich länger. Die Tiere waren vom gleichen Fang, also unter Umständen verwandt.

Tabelle 15. Vergleich der Wiederkau (F wk) – und der Freßkaufrequenzen (F fk) einiger Wiederkäuer

Art	Kennzeichnung	Gewicht in kg	Schlagzahl/Min.		F wk in F fk %
			F fk	F wk	
Kamel	ad ♀	550	81	60	74
Muntjak	ad ♂	15	122	114	94
Giraffe	ad ♀	600	73	60	82
Elen	4 Mo, ♀	70	140	114	81
	2 Ja, ♀	300	108	74	69
	ad ♀	400	96	71	74
Hausschaf	3 Wo, ♀	5	175	175	100
	8 Wo, ♀	7	160	120	75
	1 Ja, ♂	35	125	89	73
Dahoméring	4 Wo, ♀	25	114	110	97
	ad ♀	150	80	60	75
Rind	ad ♂	600	84	60	71
	ad ♀	500	73	60	82
Zebu	ad ♀	550	79	60	76
	ad ♂	650	77	60	78
Moschusochse	ad ♂	150	76	60	79
Anoa	ad ♂	150	118	60	51
Nilgau	ad ♀	150	98	69	70
Riesenducker	6 Mo, ♂	50	106	74	70
	ad ♀	60	80	66	83
Blauducker	ad ♀	5	165	135	82
Oryx	ad ♀	175	99	60	61
Thomsongazelle	ad ♂	25	139	104	75
Riesenkänguruh	ad ♂		98	73	74

Die 8 beobachteten Vertreter der anderen Untergattung der *Tragulina* *Moschiola* kauten auch alle rhythmisch, doch erschien die Pause irgendwo nach dem 3. und nach dem 6. Schlag:

z. B. 2 Kantschile in Frankfurt (1961):

I: 3, 5, 5, 4, 5, 5, 6; II: 5, 5, 5, 6, 5, 5, 3

und in Paris (1963):

I: 5, 4, 3, 3, 4, 5, 6, 3, 3; II: 3, 3, 2, 3, 3, 4, 3, 3, 4, 3;

III: 3, 3, 3, 4, 3, 3, 3, 3, 2, 3

Häufig beobachtete ich diese Art der Rhythmik auch bei *Moschus* und *Hydropotes*, erstaunlicherweise auch bei einzelnen, sicher nicht verwandten Giraffen. Wahrscheinlich gehören durch die Art ihres Seitenwechsels (vgl. Abs. IV, 5) auch die Gattungen *Oreotragus* und *Rusa* hierhin.

Tabelle 16. Leichte Frequenzschwankungen der Wiederkaubewegung

	Kauschläge/Minute			0 ⁰⁰	12 ⁰⁰	liegend	stehend
	Anfang	Mitte	Ende				
	eines Ballens						
Rothirsch mat ♂	70	72	84	70	72	72	74
Wapiti ad ♀	56	60	72	59	60	60	63
Schaf ad ♂	96	102	110	—	102	102	108
Watussi ad ♀	61	63	69	—	63	63	—
Sib. Reh ad ♂	84	87	95	87	87	87	88
Schaf (GORDON, 1958a)				83	99		
Rind (HABERICH u. WITKE, 1956)						58	64

Immer nur einfach rhythmisch kauen - alle Pausen gleich lang - die Vertreter folgender Gattungen: *Muntiacus*, *Capreolus*, *Odocoileus*, *Mazama*, *Alces*, *Okapia*, *Cephalophus*, *Neotragus*, *Tragelaphus*, *Alcelaphus*, *Connochaetes*, *Antilope*, *Gazella*, *Bubalus*, *Bos*.

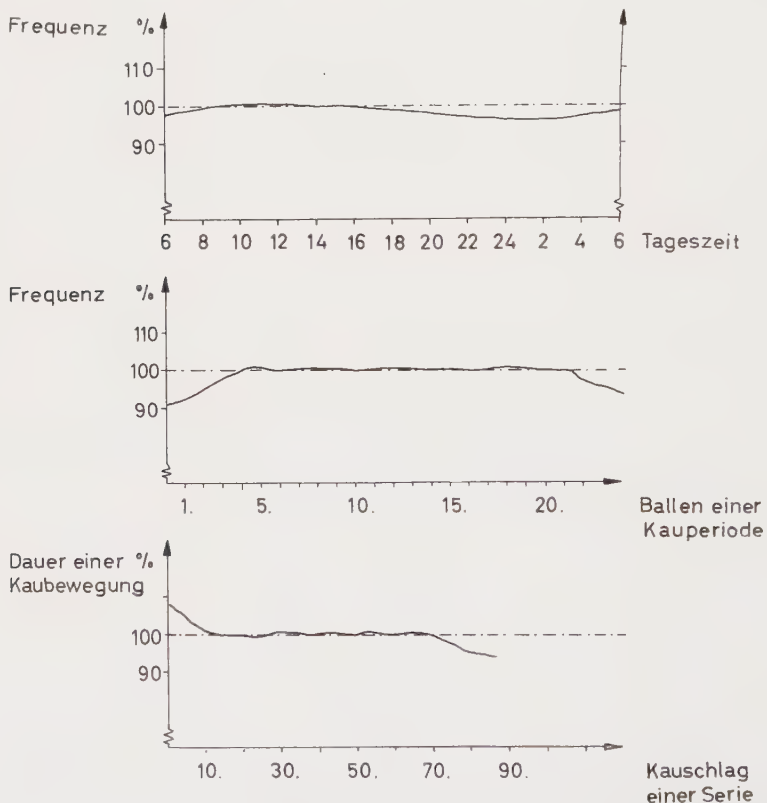


Abb. 16. Frequenzschwankungen der Wiederkaubewegung. — — — Normalfrequenz (vgl. Tab. 16)

Beim Freßkauen war meist durch die sich ständig ändernde Futterbeschaffenheit keine regelmäßige Rhythmik zu erkennen. KAWAMURA u. a. (1957) geben an, daß auch Menschen mit gesundem Gebiß rhythmisch kauen.

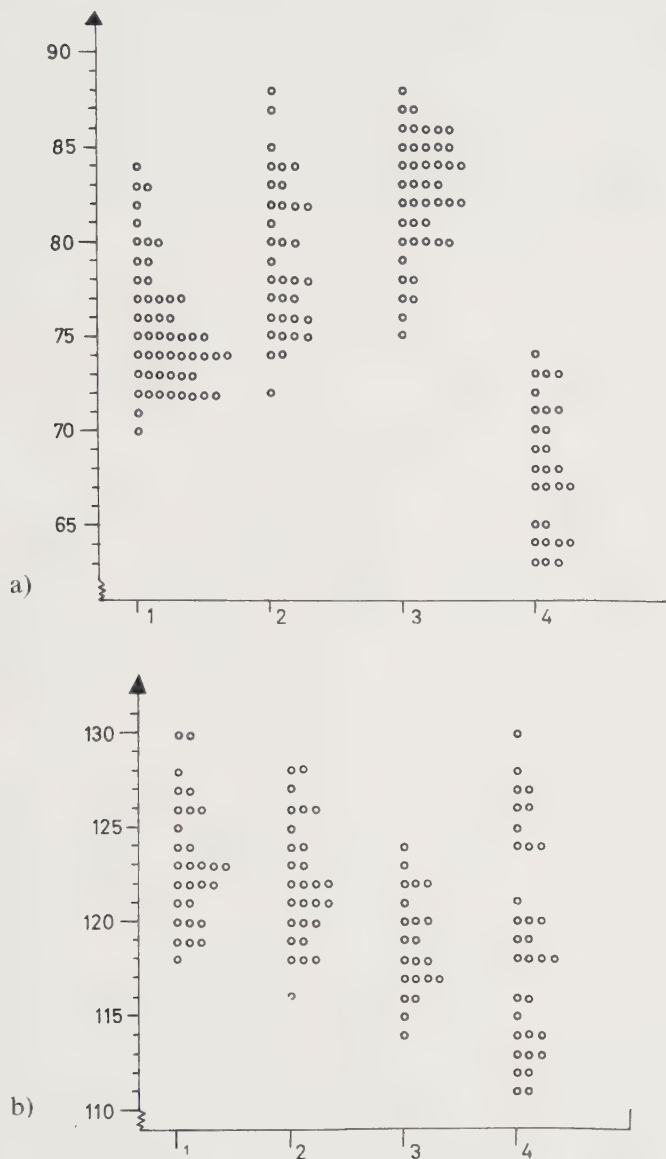


Abb. 17. a) Wiederkaufrähen bei verschiedenem Futter: Rothirsch, mat ♂ (1jährig); 1: nur Heu, 2: Heu, Gras und Kraftfutter, 3: Gras und Kraftfutter, 4: Kraftfutter und Laub
b) Wiederkaufrähen bei verschiedenem Futter: Mufflon (iuv. ♂, 6 Monate); 1: nur Heu, 2: Heu und Kraftfutter, 3: Obst, Brot und Kraftfutter, 4: Kraftfutter und Sägemehl

4. Frequenz (Schlagzahl/Minute)

Schon SCHNEEBERGER (1911) bemerkte, daß „schwerfällige Tiere wie Bison und Kamel“ die Kaubewegungen langsamer ausführen als „lebhaftere wie Antilopen und Hirsche“. Außerdem stellte er fest, daß junge Tiere schneller als alte und männliche Tiere langsamer als weibliche kauen. RUPPERT (1911) bestreitet dies auf Grund seiner Beobachtungen.

Während die Frequenz der Kauschläge (Schläge pro Minute) beim Freßkauen durch die unregelmäßige Form und Rhythmik der Bewegung stark schwankt, ist sie beim Wiederkauen – gleichmäßige Form, fester Rhythmus – an den einzelnen Individuen ziemlich konstant (Tab. 14). Auch sind die Bewegungen langsamer als beim Freßkauen (etwa 75 %, vgl. Tab. 15) und deshalb mit einer Uhr mit großen Sekundenzeigern leicht meßbar.

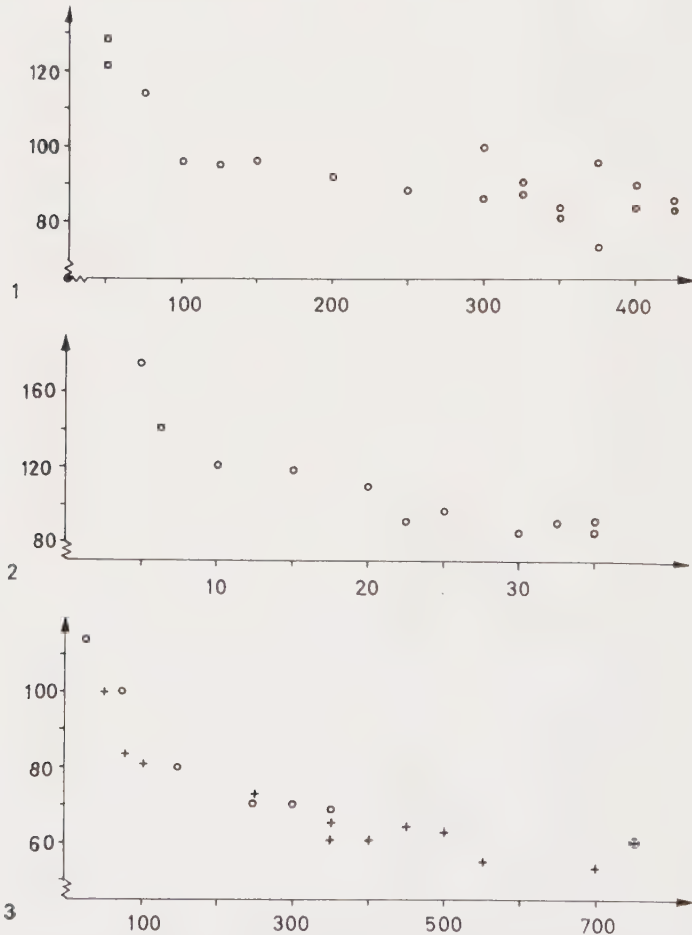


Abb. 18. a) Frequenzentwicklung in der Ontogenie. Ordinate: Kauschläge pro Minute, Abszisse: Gewicht (kg). 1: Elen, 2: Hausschaf, 3: o: Dahoméring, +: Hausrind

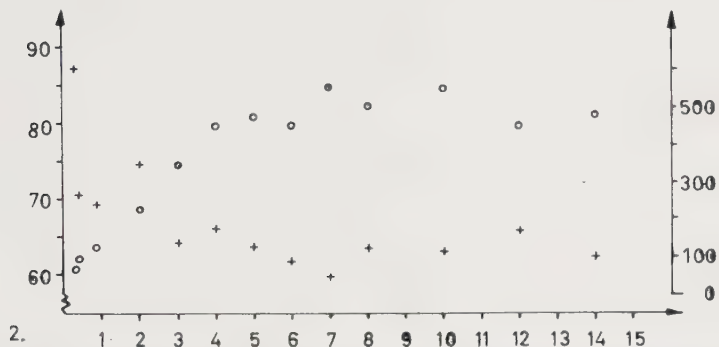
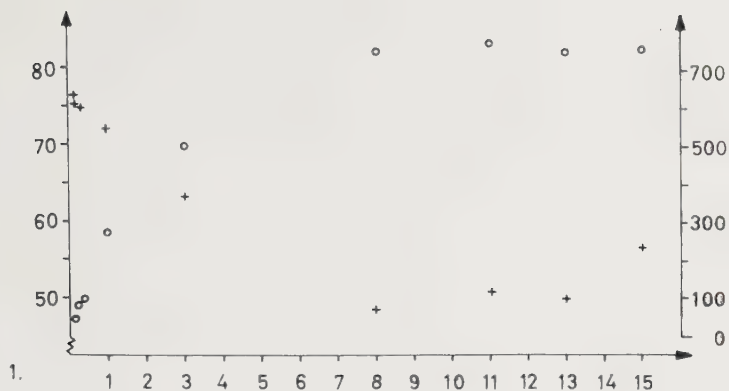


Abb. 18. b) Frequenzentwicklung in der Ontogenie. linke Ordinate (+): Kauschläge pro Minute. rechte Ordinate o: Gewicht (kg), Abszisse: Alter (Jahre). 1: Kerabau, 2: Watussi

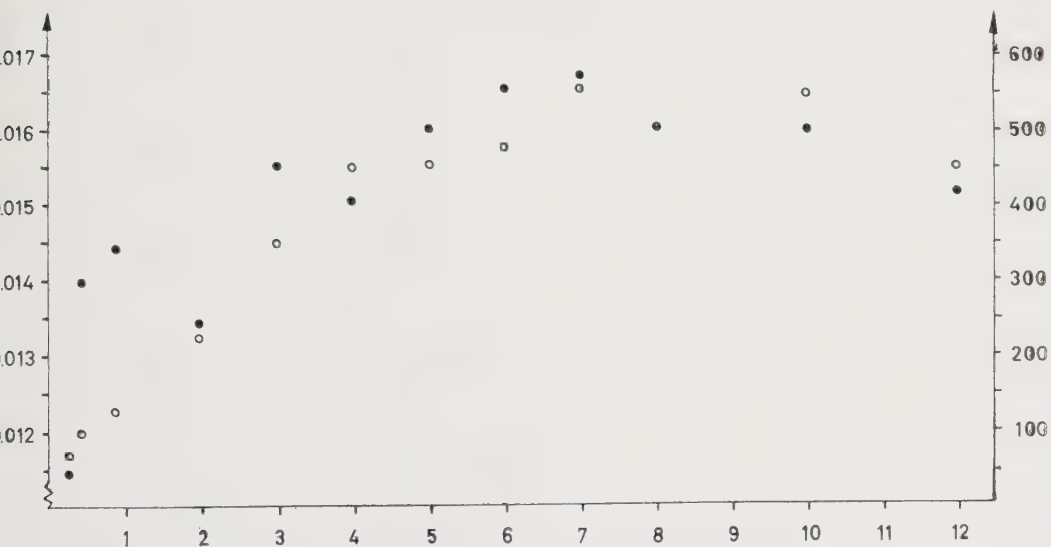


Abb. 18. c) Frequenzentwicklung in der Ontogenie. Watussi. Linke Ordinate ●: $\frac{1}{F}$ (F Kauschläge Minute). Rechte Ordinate o: Gewicht (kg). Abszisse: Alter (Jahre)

4.1 Meßmethode

Folgende leichte Schwankungen (5 %) ließen sich an Einzeltieren feststellen:

- a) Mittags wird etwas schneller wiedergekauft als um Mitternacht (Abb. 16, Tab. 16, vgl. GORDON, 1958a).
- b) Stehende Tiere kauen etwas schneller als liegende (Tab. 16, vgl. HABERICH und WITKE, 1956).
- c) Erwachsene Weibchen kauten manchmal schneller als gleichalte Männchen.
- d) Die Art des aufgenommenen Futters könnte Frequenzunterschiede bewirken, doch waren in Versuchen keine signifikanten Unterschiede festzustellen (Abb. 17).
- e) Die ersten Schläge eines Ballens werden wie die ersten Schläge einer Kauperiode etwas langsamer als normal ausgeführt (Abb. 16, Tab. 16).

Tabelle 17. Frequenzmittelwerte beim Wiederkauen aller beobachteten adulten Weibchen einiger Arten

Guanako	88, 78, 83, 88, 85, 87, 90, 110, 78, 84
Wasserreh	110, 127, 128, 113, 134, 135, 127, 117, 123, 124
Milu	67, 65, 52, 64, 78, 85, 62, 62, 63, 68
Schweinshirsch	84, 85, 88, 84, 79, 92, 89, 64, 100, 78, 91
Giraffe	60, 59, 63, 61, 71, 62, 59, 64, 60, 62, 59, 61, 57
Sitatunga	94, 84, 77, 80, 83, 76, 84, 99, 72, 82, 81, 80
Kudu	70, 79, 80, 93, 77, 68, 77, 90, 76
Elen	84, 81, 73, 100, 96, 88, 89, 91, 104, 85, 90, 82
Oryx	64, 60, 54, 51, 55, 62, 63, 57
Hirschziegen- antilope	95, 94, 107, 112, 90, 100, 105, 95, 104, 107, 92
Giraffengazelle	109, 116, 100, 112, 110
Thomsongazelle	96, 108, 104, 111, 102, 98, 105
Mähnenschaf	60, 65, 63, 73, 68, 62, 75, 73
Steinbock	75, 77, 73, 86, 74, 85, 75, 81
Yak	65, 59, 66, 52, 69, 53, 57, 54, 65, 59, 63
Watussi	58, 64, 57, 66, 78, 67, 63, 61, 60, 66, 64

Starke Frequenzunterschiede ergeben sich zwischen Jungtieren und Alten: die Jungen kauen bis 3mal so schnell wieder (Abb. 18a). Die Frequenzentwicklung in der Ontogenie entspricht der Gewichtszunahme (Abb. 18b, c). Alle diese Faktoren aber lassen sich ausschalten. Will man zu vergleichbaren Ergebnissen kommen, so messe man:

1. zu gleicher Tageszeit,
2. gleichgefütterte Tiere,
3. vom gleichen Geschlecht,
4. in gleichem Alter,
5. in gleicher Stellung,
6. nicht die ersten Ballen einer Periode.
7. nicht die ersten Schläge einer Serie.

Ich habe jeweils die Zeit von 50 Kauschlägen gemessen, je 20 mal bei allen erreichbaren Individuen einer Art, und zwar zwischen 9 und 12 Uhr bei mit Heu, Kraftfutter und Gras gefütterten, aufrecht liegenden erwachsenen Weibchen zwischen 3 und 7 Jahren am 5. bis 55. Schlag des 5. bis 15. Ballens einer Periode.

Tabelle 14 gibt die gemessenen Werte einiger Individuen an, Tabelle 17 die Mittelwerte der Individuen einiger Arten.

4.2 Artfrequenzen und ihre Abhängigkeit vom Gewicht der Art

Mit einer Zehnerspanne (z. B. Guanako 83 bis 93 Kauschläge in der Minute) ist die Frequenz mit einer Genauigkeit von über 95% angegeben (Tab. 18). Trägt

Tabelle 18. Frequenzspannen der einzelnen Arten und Unterarten beim Wiederkauen

Kamel	55–65	Okapi	64–74
Dromedar	55–65	Giraffe	55–65
Lama	70–80	Gabelbock	107–117
Guanako	83–93	Blauducker	130–140
Vikugna	85–95	Maxwellsducker	130–140
Alpakka	85–95	Zebraducker	85–95
Hirschferkel	85–95	Schwarzrückenducker	95–105
Java-Kantschil	90–100	Kronenducker	100–110
Moschustier	115–125	Riesenducker	65–75
Chin. Wasserreh	115–125	Zwergböckchen	103–113
Muntjak	105–115	Klippspringer	85–95
Zwergmuntjak	110–120	Nilgau	64–74
Reh	90–100	Sitatunga	77–87
Sibir. Reh	85–95	Kl. Kudu	82–92
Weißwedelhirsch	80–90	Gr. Kudu	73–83
Ren	90–100	Elen	83–93
Spießhirsch	93–103	Bongo	85–95
Pudu	105–115	Beisa	50–60
Elch	58–68	Oryx	55–65
Milu	60–70	Säbelantilope	68–78
Schweinshirsch	79–89	Thomaswasserbock	80–90
Axis	75–85	Riedbock	84–94
Sika	70–80	Impala	92–102
Dybowsky	65–75	Bleßbock	74–84
Damwild	72–82	Kaama	50–60
Barasingha	65–75	Weißschwanzgnu	59–69
Leierhirsch	75–85	Blaugnu	58–68
Sambar	63–73	Hirschziegenantilope	95–105
Timorhirsch	70–80	Springbock	85–95
Rothirsch	65–75	Giraffengazelle	106–116
Maral	55–65	Saiga	98–108
Engl. Rothirsch	70–80	Kropfgazelle	103–113
Wapiti	55–65	Arab. Gazelle	100–110
Dorcas	107–117	Arni	60–70
Thomsongazelle	98–108	Kerabau	50–60
Goral	88–98	Rotbüffel	56–66
Gemse	77–87	Kaffernbüffel	55–65
Steinbock	73–83	Banteng	60–70
Markhor	83–93	Gaur	58–68
Mähnspringer	63–73	Gayal	55–65
Thar	70–80	Yak	57–67
Mufflon	87–97	Wisent	50–60
Dickhornschaf	59–69	Bison	55–65
Argali	67–77	Watussi	58–68
Kreishornschaf	78–88	Zebu	50–60
(Moschusochse	55–65)	Dahoméring	55–65
(Anoa	55–65)	Chartleyring	65–75

man die Mittelwerte dieser Spannen über dem ungefähren Gewicht adulter Weibchen auf, so erhält man die Kurven der Abbildung 19. Je leichter die Tiere werden, um so größer wird der Frequenzanstieg (Tab. 19). Man könnte die Wiederkaufrequenz als Exponentialfunktion des Gewichts auffassen (auf doppeltem Logarithmuspapier ergeben die Werte eine Gerade) ähnlich der Oberfläche (Exponent 0,66, BROWN u. a. 1962) oder dem Sauerstoffverbrauch (Exponent 0,73, BROWN u. a. 1962).

Tabelle 19. Anstieg der Artfrequenzen (Wiederkauschläge/Minute) bei einigen Gruppen

	Gewicht in kg	Anstiegswinkel der Kurve in °
Tragulidae	2-3	89
Cephalophinae		
Gazellinae	5-50	78-82
Odocoilinae		
Caprinae	20-100	70
Antilopini	50-200	56
Auchenini	60-80	49
Cervinae	50-250	61
Camelini	400-500	19
(Tragelaphini	60-450	10)
Giraffidae	250-600	4
Bovinae	150-700	1

Das Gewicht eines Tieres ist ein ungefähres Maß für die Größe seines Kauapparates. Dieser bestimmt den vom Unterkiefer zurückzulegenden Weg und damit zumindest zum Teil die Schlagfrequenz. Folgende Funktion stimmt z. B. in allen Bereichen mit den gefundenen Werten überein:

$$F = C_1 \log G + C_2 \cdot \frac{1}{G} + C_3 \cdot G, \text{ wobei } F \text{ die Frequenz und } G \text{ das Gewicht ist.}$$

$$C_1 \text{ beträgt ungefähr } \frac{1}{145}, C_2 \text{ } 120, C_3 \frac{1}{350}.$$

Daß aber auch noch gruppenspezifische Faktoren – und nicht nur über die Ausbildung des Kauapparates – mitbestimmen, zeigen die Werte einiger Arten (Abb. 20). Eine genaue Analyse der bestimmenden Faktoren kann jedoch im Rahmen dieser Untersuchung nicht durchgeführt werden.

4.3 Hypothese zur Entstehung

Auffallend sind die Frequenzwerte der Bovinae und der Tragelaphini. Alle Bovinae vom 150 kg schweren Anoa bis zum 800 kg schweren Zebu kauen im allgemeinen mit ungefähr der gleichen Frequenz wieder – zwischen 55 und 65 Schlägen in der Minute –, während die Freßkaufrequenz entsprechend der

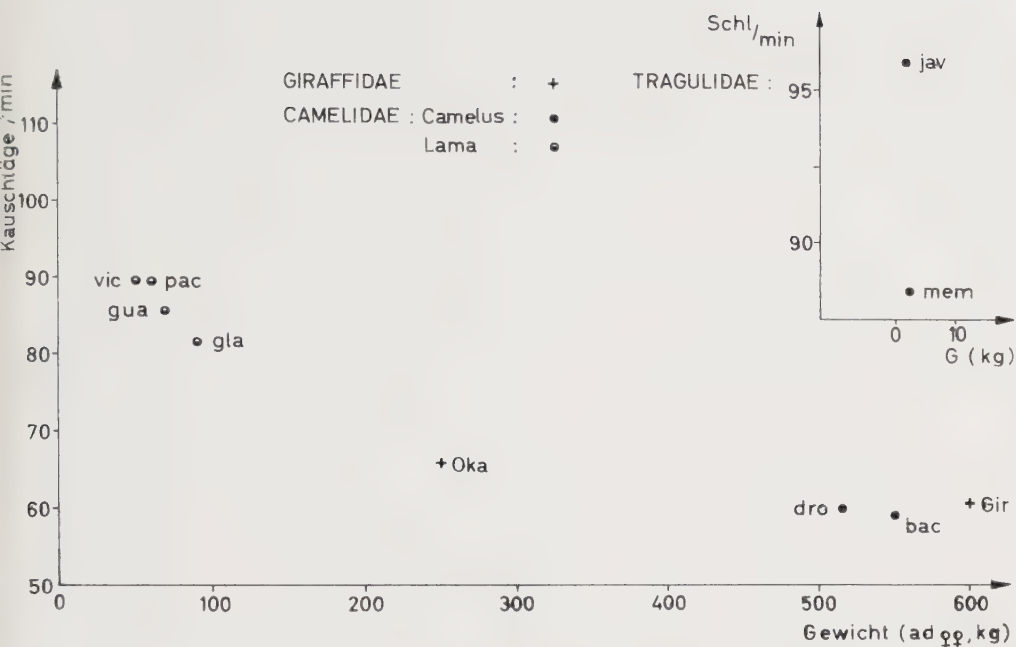


Abb. 19. a) Artfrequenzen der *Tylopoda*, *Tragulina* und *Giraffidae*

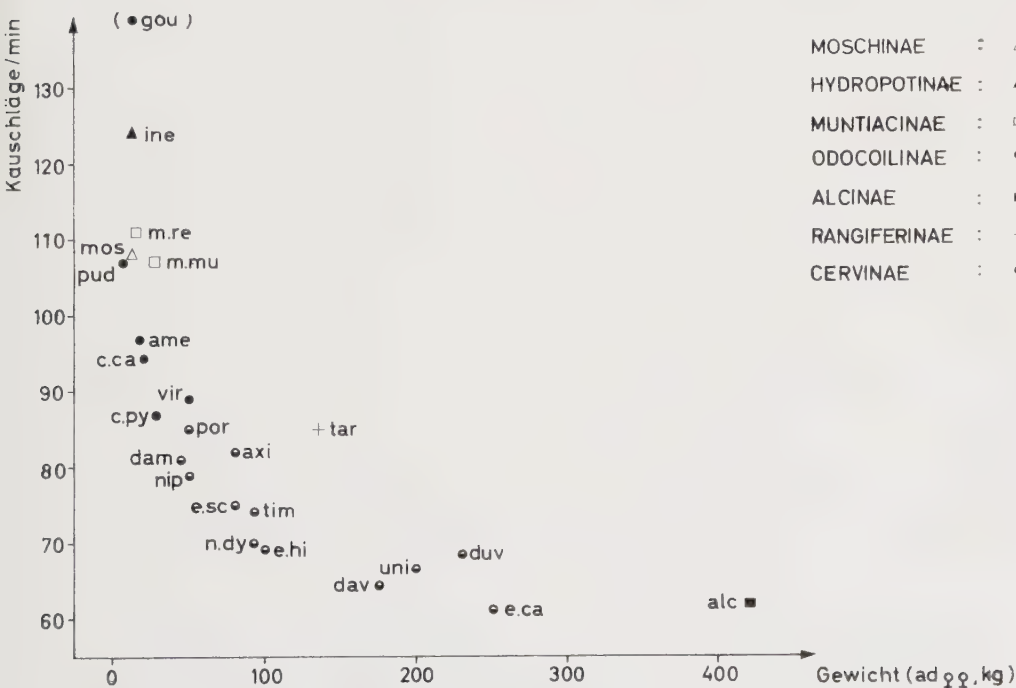


Abb. 19. b) Artfrequenzen der *Cervidae*

Größe von 75 bis 120 (vgl. Tab. 15) zunimmt. Das gleiche findet man auf anderem Niveau bei den Tragelaphini: sie kauen alle von der Sitatunga (70 kg) bis zum Elen (450 kg) mit einer Frequenz ungefähr zwischen 75 und 90 wieder, das Freßkauen ist wieder je nach Größe unterschiedlich.

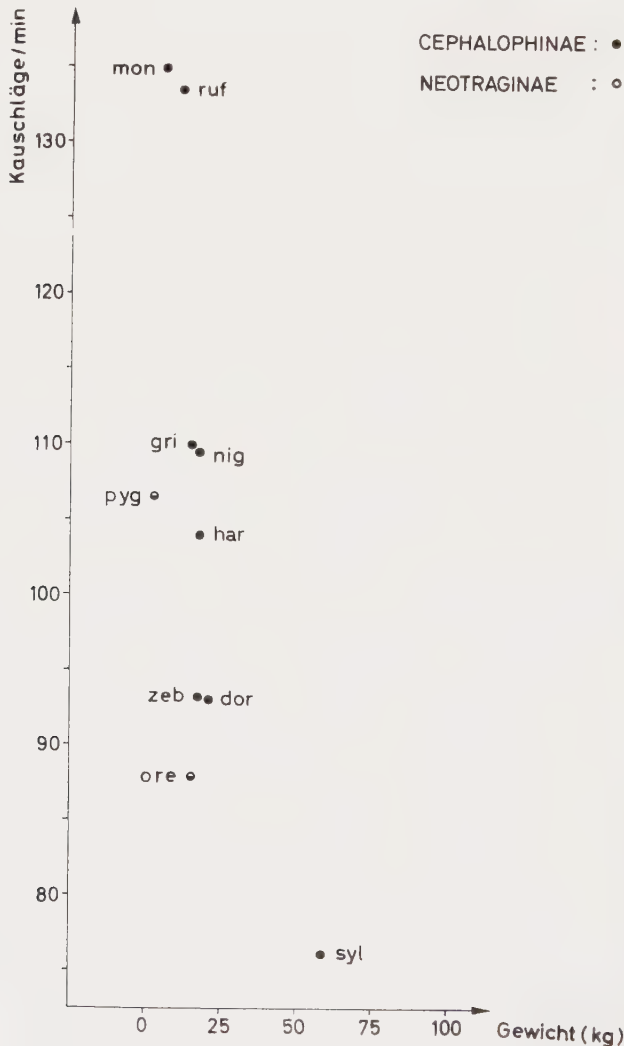


Abb. 19. c) Artfrequenzen der Bovidae I: Cephalophinae, Neotraginae

Ich möchte dazu folgende Hypothese zur Diskussion stellen:
Die Frequenz der Wiederkauschläge fixierte sich in der Phylogenie beim Entstehen des Wiederkauens entsprechend dem damaligen Gewicht der Arten. Danach entstanden schwerere Arten, die aber die Wiederkaufrequenz beibehielten

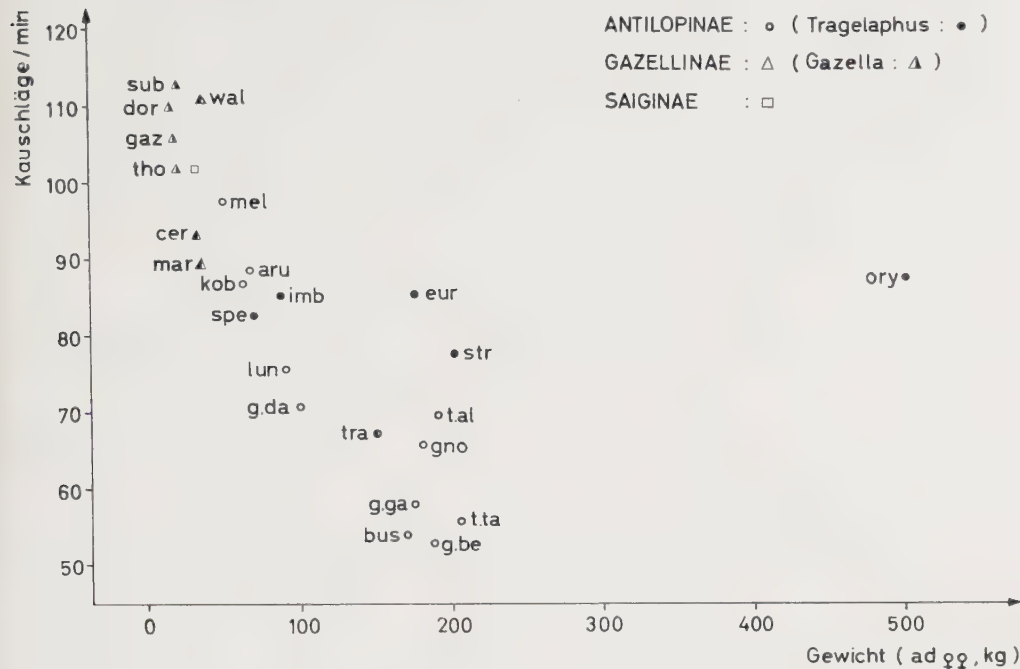


Abb. 19. d) Artfrequenzen der Bovidae II: Antilocapridae, Antilopinae, Gazellinae, Saiginae

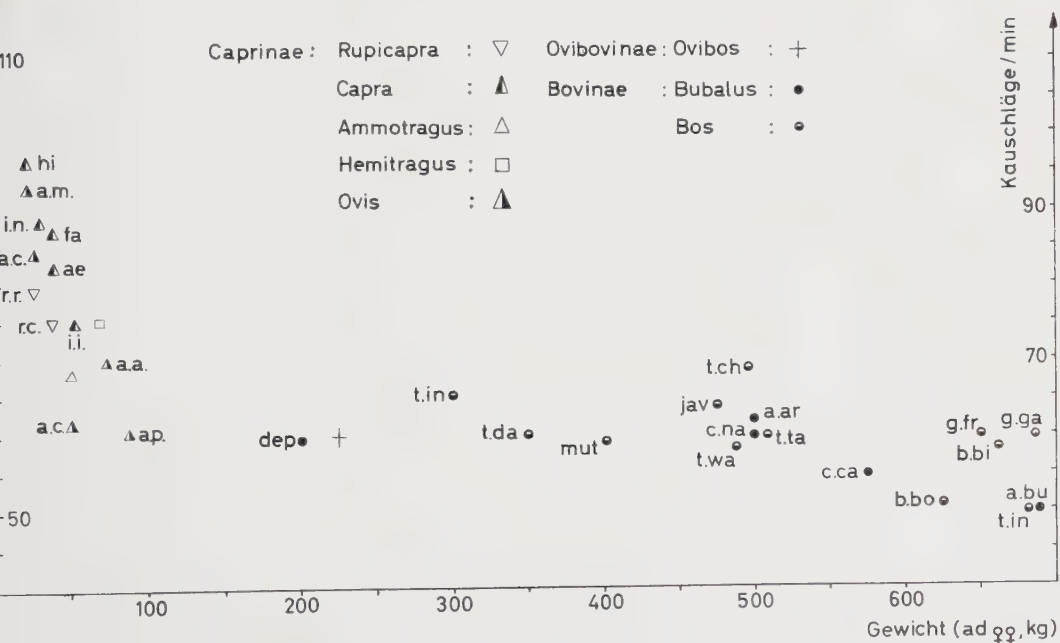


Abb. 19. e) Artfrequenzen der Bovidae III: Caprinae, Ovibovinae, Bovinae

und bei denen sich nur die Freßkaufrequenz mit größer werdendem Kauapparat verlangsamt (vgl. Abs. VII, 3). Ich muß allerdings hinzufügen, daß sich die Riesenducker (60 kg) entsprechend ihrer Größe sowohl in der Freßkauals auch in der Wiederkaufrequenz von ihren kleinen Verwandten (5 bis 20 kg) unterscheiden (vgl. Tab. 15).

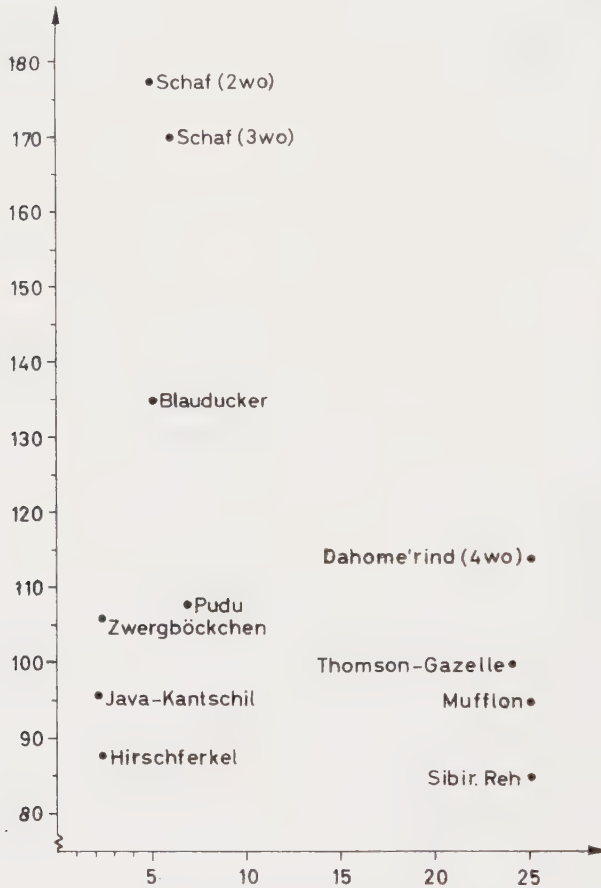


Abb. 20. a) Artfrequenzen einiger gleichschwerer Tiere.
Ordinate: Wiederkauschläge/Minute (ad ♀♀). Abszisse: Gewicht (kg, ad ♀♀)

Zur Ontogenie: In den ersten Tagen des Wiederkauens ist die Wiederkaufrequenz gleich der Freßkaufrequenz, und zwar höher als die höchste (vgl. Abb. 20a) gleich schwerer adulter Tiere (z. B.: zweiwöchiges Lamm 5 kg: 180; Blauducker, ad 5 kg: 135).

Bei den Traguliden ist die Frequenz durch die betonten Pausen niedriger als ihrem Gewicht entspräche, auffallenderweise dagegen beim Ren mit ebenso auffälligen Pausen weit höher, als ihm seinem Gewicht nach zukäme.

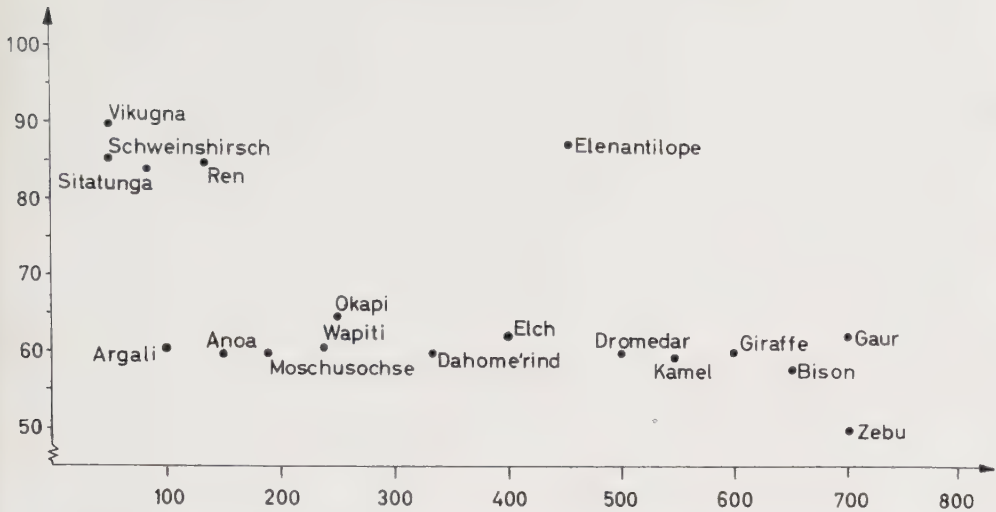


Abb. 20. b) Gewichte (kg ad ♀♀, Abszisse) einiger Wiederkäuerarten mit gleicher Wiederkaufräquenz (Kauschläge/Minute, Ordinate)

5. Seitigkeit

Da die meisten Säugetiere jeweils auf einer Seite kauen, ist sowohl für die symmetrische Ausbildung der Muskulatur als auch für die Abnutzung der Kauflächen eine gleichmäßige Benutzung beider Seiten nötig, vor allem bei den Wiederkäuern mit rund 25000 Extrakausschlägen am Tag.

Bei aufrecht sitzenden Tieren läßt sich nach Art des Untergeschlagenseins der Läufe und der Wendung des Kopfes eine äußere und eine innere Seite unterscheiden (Abb. 3). Ein Einfluß dieser Stellung auf die benutzte Kauseite war nicht vorhanden. Bei einem Gang durch den Münchner Tierpark zählte ich z.B. 153 Tiere links und 126 Tiere rechts niedergetan, 46 kauten innen, 59 außen wieder.

Wie schon LUBOSCH (1907) feststellt, gleicht sich über einen längeren Zeitraum Rechts- und Linkskauen bei gesunden Tieren ziemlich genau aus (Tab. 20). (Die Muskeln brauchen natürlich nicht genau gleichmäßig beansprucht zu werden, um voll leistungsfähig und symmetrisch ausgebildet zu bleiben.) Es wird aber bei den einzelnen Gruppen die Seite des Kauens verschieden häufig gewechselt. LUDWIG (1932) bezeichnet die Mahlbewegungen des Unterkiefers beim Wiederkauen als „individuell konstant (immer auf der gleichen Seite), artlich monostroph ($\geq 90\%$ auf der gleichen Seite), vermutlich gruppenkonstant“. Diese Bezeichnungen treffen nicht zu: da die Wiederkaubewegung individuell-razemisch (auf beide Seiten gleich verteilt), selten individuell-amphidrom (Verteilung 1:3) ist, entfallen die übrigen Begriffe.

5.1 Freßkauen

Die Seitenwechsel beim Freßkauen wurden für die verschiedenen Säugetiergruppen nach Art der Abbildung 21 registriert. Die Ergebnisse sind in Tabelle 22

zusammengestellt. Die Art des Futters und die Ausbildung des Kauapparates ermöglichen es einigen Fledermäusen, den meisten Nagern und den Schweinen, alternierend zu kauen. Dagegen benutzen die ausgesprochenen Grasfresser wie Känguruhs, Hasen, Pferde und Wiederkäuer beim Freßkauen für längere Zeit die gleiche Seite. Doch ist die Zahl der Schläge, nach denen die Seite gewechselt wird, beim Freßkauen nie starr festgelegt. Sie bleibt in einem gewissen Rahmen

Tabelle 20. Zur Seitigkeit des Wiederkauens

	Laufende Nr. des Tages	Dauer des Wiederkauens in 24 h	
		l in Minuten	r in Minuten
Zebraducker ad ♀	1.	52	114
	2.	105	163
	3.	57	79
	4.	154	88
	5.	163	113
		531	556
Klippspringer ad ♀	1.	183	126
	2.	118	134
	3.	98	103
	4.	107	82
		506	445

Tabelle 21. Zur Seitigkeit des Wiederkauens. Wie lange (min) einige Tiere auf der gleichen Seite kauen

Rothirsch	66, 48, 26, 72, 52
Elch	71, 84, 43, 57, 63, 69, 73
Barasingha	30, 24, 41, 38, 37, 27, 32
Klippspringer	12, 3, 20, 6, 7, 14, 26
Schwarzrückenducker	9, 6, 10, 13, 20, 11, 23
Zebraducker	8, 37, 9, 33, 14, 12, 9
Blaugnu	42, 30, 58, 93, 82, 47, 66

immer an den Füllungszustand des Maules und die Art des Futters anpassungsfähig. Es wäre für einen fleischfressenden Löwen wie auch für ein auf einem Ast kauendes Kamel sehr unzweckmäßig, nach einem vorbestimmten Muster die Kauseite zu wechseln (wieso SCHNEEBERGER (1911) alternierendes Kauen als das „nach logischen Erwägungen eigentlich üblichste“ ansieht, ist mir nicht ersichtlich). Wiedergekaut wird aber ein relativ konstant breiiges Futter. Deshalb ist hier eine starre Fixierung des Seitenwechsels durchaus möglich.

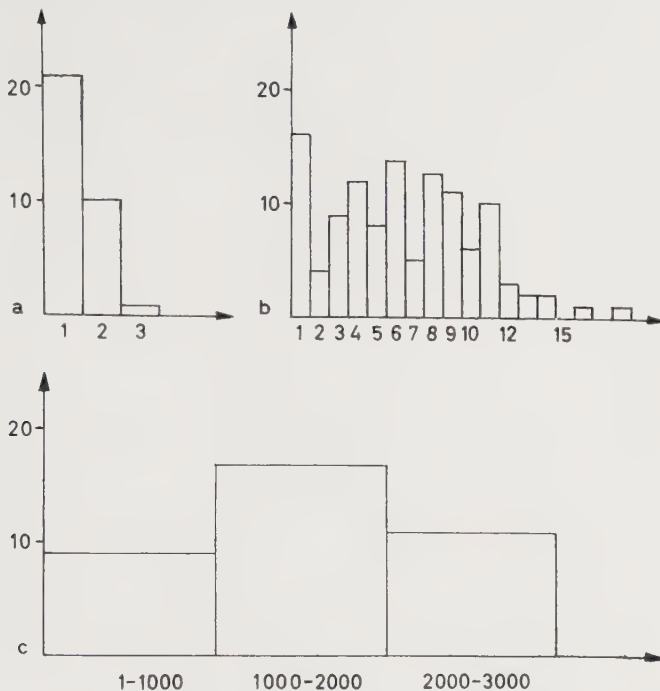


Abb. 21. Beobachtungen zum Seitenwechsel beim Freßkauen. Abszisse: Anzahl der auf der gleichen Seite gekauten Schläge. Ordinate: Anzahl der beobachteten Wechsel; a) *Phacochoerus* (ad ♂, Möhren, Stroh); b) *Tragulus* (ad ♂, Apfelstücke, Möhren, Heu); c) *Equus* (ad ♂, Hafer, Möhren, Heu)

5.2 Seitigkeitsmuster beim Wiederkauen

Beobachtet man das Wiederkauen der einzelnen Gruppen genauer, so findet man tatsächlich starre gruppenspezifische Festlegungen des Seitenwechsels. (Die unterschiedlichen Befunde von LUBOSCH (1907), SCHNEEBERGER (1911), RUPPERT (1911) und SCHWARZ (1914) sind dadurch entstanden, daß der eine Freßkauen, der andere Wiederkauen beobachtete, und daß alle vier beides durcheinanderbrachten.) Es bestehen bei einzelnen Gruppen regelrechte Seitigkeitsmuster (Tab.23). Sowohl die altweltlichen als auch die neuweltlichen Kamele kauen beim Fressen einseitig, beim Wiederkauen dagegen alternierend (und zwar nicht wie Schweine oder Nager beim Fressen 1 bis 2 Schläge pro Seite, sondern regelmäßig genau nach jedem Schlag wechselnd). Die Unterkieferspitze beschreibt fortlaufend eine Acht (vgl. Abs. IV, 2).

Umgekehrt die Zwergmoschustiere: beim Fressen wechseln sie nach wenigen Schlägen die Seite, während sie beim Wiederkauen einen Ballen immer auf der gleichen Seite kauen. Mit dem neuen Ballen wechseln sie dann die Seite mit erstaunlicher Regelmäßigkeit. Das Java-Kantschil-Männchen in Amsterdam beobachtete ich beim Kauen von 73 Ballen: es wechselte nach jedem Ballen die Seite, beim gleichen Ballen nie.

Tabelle 22. Die Seitigkeit des Freßkauens bei den Säugetieren

Säugetierfamilien	Freßkauen:					
	Seitenwechsel erfolgt nach folgender Schlagzahl					
	1-2	3-4	5-8	10-20	20-200	200-2000
Vombatidae			+	+++		
Macropodidae					+	+++
Erinaceidae			+	+++		
Vespertilionidae	++	++				
Cercopithecidae			+	+++		
Pongidae			+	+++		
Leporidae						
(vgl. ARDRAN 1958)					+	+++
Caviidae	+++					
Hydrochoeridae						
(vgl. MÜLLER 1933)	++	++				
Dasyproctidae	+++	+				
Octodontidae	+++	+				
Canidae			++	++		
Ursidae			++	++		
Felidae			+++	+		
Elephantidae			+++	+		
Procaviidae					+++	+
Equidae					+	+
Tapiridae				+	+++	+
Rhinozerotidae					++	+
Suidae	+++	+				
(vgl. EWER 1958)						
Camelidae			+	++	+	
Tragulidae	(+)	++	++			
Cervidae			(+)	++	+	
Antilocapridae				+	+	
Giraffidae				+	++	+
Bovidae			(+)		++	+

Bei allen Pecora, den Hirschen, Giraffen, Gabelböcken und Horntieren, finden sich gleiche und ähnliche Muster, und zwar in beiden Familien – Hirsche und Horntiere – in verschiedenen Übergängen vom einseitigen zum alternierenden Kauen des ersten Serienteils. Alle Ducker kauen einseitig wieder. Sie wechseln die Seite nach 10 bis 15 Minuten (vgl. Tab. 21). Die Gazellen sah ich genauso häufig einseitig, wie mit Anfangswechselschlag wiederkauen. Ich bezeichne es als „mit Anfangswechselschlag kauen“, wenn an sich einseitig kauende Tiere den ersten Kauschlag auf einem hochgewürgten Ballen nach der entgegengesetzten Seite ausführen. Die Hauptmasse der Wiederkäuer kaut mit einem solchen Anfangswechselschlag wieder (schon von SCHNEEBERGER (1911) beobachtet). Ausschließlich taten es die von mir beobachteten Muntjaks, Weißwedelhirsche, Rehe, Elche, Okapis, Gabelböcke und Rinder, hauptsächlich auch die echten Hirsche, Antilopen und die Ziegenartigen. (Bei allen anderen Pecoragruppen sah ich zumindest einige Tiere mit Anfangswechselschlag wiederkauen.)

Tabelle 23. Vorkommen der einzelnen Seitigkeitsmuster bei den Wiederkäuerfamilien. Die Zacken der Kämme bezeichnen die Seite, nach welcher ein Kauschlag ausgeführt wird, von oben nach unten

×××: ausschließlich, ××: öfters beobachtet, bzw. bei Teilgruppen regelmäßig, (×): ausnahmsweise beobachtet

Familie	Unterfamilie	Seitigkeitsmuster beim Wiederkauen							
Camelidae	Camelinae	×××							
Tragulidae	Tragulinae								
Cervidae	Moschinae		×	(×)	×				
	Hydropotinae		×		×				
	Muntiacinae				×				
	Odocoilinae				×				
	Alcinae				×				
	Rangiferinae		×	(×)					
	Cervinae				×				
Giraffidae	Okapiinae				×				
	Giraffinae				×				×
Antilocapridae	Antilocaprinae				×				
Bovidae	Cephalophinae						×		
	Neotraginae				×		(×)		
	Antilopinae			×	×				
	Gazellinae				×				
	Saiginae				×				
	Caprinae			(×)	×		(×)		
	(Ovibovinae)								×
	Bovinae								×

Nur von den 35 beobachteten Duckern kaute nie einer mit Anfangsandersschlag. Diese Gruppe weicht auch in anatomischen Merkmalen von den übrigen Boviden ab. Nach THENIUS (1960) waren sie schon im Altmiozän von diesen getrennt.

In der nächsten Stufe zum alternierend Kauen wird die ersten 3 Male die Seite gewechselt:



(wie in Tab. 23 kennzeichnen die Zacken der „Kämme“ die Seite, nach welcher der Kauschlag ausgeführt wird, von links nach rechts zu lesen; oben ist die rechte, unten die linke Seite des Tieres). Der einseitig bleibende Teil der Serie

liegt dem ersten Schlag gegenüber. Dieses Muster beobachtete ich regelmäßig bei einzelnen Nilgaus (Amsterdam), häufig auch bei Davidshirschen, bei Wapitis und bei Schafen.

Noch eine Stufe weiter gehen die Rentiere: sie kauen die ersten 8 bis 16 Schläge einer Serie alternierend und dann einseitig auf der dem 1. Schlag gegenüberliegenden Seite weiter (vgl. Tab. 23).

Diese Muster sind spiegelbildlich festgelegt:

So beginnt z. B. ein Rentier eine Zeitlang immer auf der gleichen Seite:



Dann – nach 0,5 bis 1,5 Stunden (vgl. Tab. 21) häufig mit Beginn einer neuen Wiederkauperiode – wird die Seite gewechselt:



oder: eine Kuh kaut mit einem Anfangsandersschlag:



Nach dem Seitenwechsel wird auch die Seite des ersten Schläges gewechselt:



Ebenso beginnt ein Kamel immer auf der gleichen Seite:



bis zum Wechsel, dann kaut es „andersherum“ weiter:



Von der Zeit, die bei den einzelnen Arten verstreicht, bis die Seite gewechselt wird – bei den einzelnen Gruppen sehr unterschiedlich –, gibt Tabelle 21 einen ungefähren Eindruck.

Interessant ist, daß die Cerviden und Caprinae, die normal einseitig mit Anfangswechselschlag wiederkauen, im Leerlauf (vgl. II, 1.51) wechselseitig kauen.

Eine andere Art des Seitenwechsels, die schon RUPPERT (1911) vom Molukkenhirsch beschreibt, ist folgende: alle 2 bis 5 Schläge, meist nach 2 bis 3 Schlägen, aber nicht streng geregelt, wird die Seite gewechselt. Die Bewegungen werden dabei ruhig und gleichmäßig ausgeführt (nicht wie bei einzelnen Tieren mit Gebißschäden, die unter Umständen ähnlich wiederkauen). Ich stellte diese Art

des Wechselns bei allen beobachteten Timorhirschen (4, unter Umständen verwandt) und bei allen Klippspringern (4, sicher nicht verwandt) sowie bei dem einzigen beobachteten Moschusochsen fest. Diese Tiere kauten ausschließlich in der beschriebenen Weise wieder; ebenso 7 der 33 beobachteten Giraffen (vgl. Tab. 24), sowie einige Lamas und ein Spießhirsch (Gebißschaden?).

Tabelle 24. Zum Auftreten der Seitigkeitsmuster

Art	Anzahl der beobachteten Individuen	Es zeigten das als typisch angegebene Verhalten		
		immer	manchmal	nie
Dromedar	13	13	—	—
Kamel	24	24	—	—
Guanako	16	16	—	—
Lama	28	18	6	4
Alpakka	15	14	—	1
Tragulus	10	8	2	—
Rangifer	34	19	8	4
Cephalophus	35	35	—	—
Moschus	9	—	9	—
Hydropotes	23	—	23	—
Okapia	18	18	—	—
Giraffa	33	12	13	7
Elaphurus	22	4	10	8
Cervus el. canad.	23	—	18	5
Rusa timor.	4	4	—	—
Gazella	38	38	—	—
Oreotragus	4	4	—	—
Ovibos	1	1	—	—
Bos	} > 50	> 50	—	—
Tragelaphus				
Capra				
Ovis				
Cervus				
usw.				

Einzelne Cerviden kauten zeitweise so. Ein abnormes Schaf, welches auf einer Seite jeweils 1 bis 2, auf der anderen 3 bis 8 Schläge kaute, wechselte mit der Seite auch diese unterschiedliche Anzahl pro Seite. Da dieses „Muster“ jedoch nicht starr festliegt, ist seine spiegelbildliche Regelung nicht zu beweisen. Die Muster sind nicht von der Art des Futters induziert: Guanakos kauen beim Fressen einseitig, beim Wiederkauen wechselseitig. Als ich einigen Guanakos Panseninhalt sowie Futter verschiedener Flüssigkeits- und Temperaturgrade zum Fressen gab, kauten sie es immer einseitig, das Wiederkaumuster trat nie auf.

Die Muster sind auch nicht vom Füllungszustand des Maules abhängig: beim Fressen und beim Wiederkauen treten ja durch Zwischenrunterschlucken die verschiedensten Füllungszustände auf.

Der Zufall lieferte mir einen weiteren Beweis für das starre Ablaufen der Wiederkaubewegung (vgl. auch VII, 3) und die größere Anpassungsfähigkeit der Freßkaubewegung. Zugleich zeigte sich dabei, daß auch bei einseitig wiederkauenden Tieren Seitenwechsel nach einer bestimmten Zeit vorbestimmt sind. Ich protokollierte in Amsterdam das Verhalten eines Blauduckers, der normal wiederkaute, also beide Seiten benutzte, regelmäßig nach 10 bis 15 Minuten

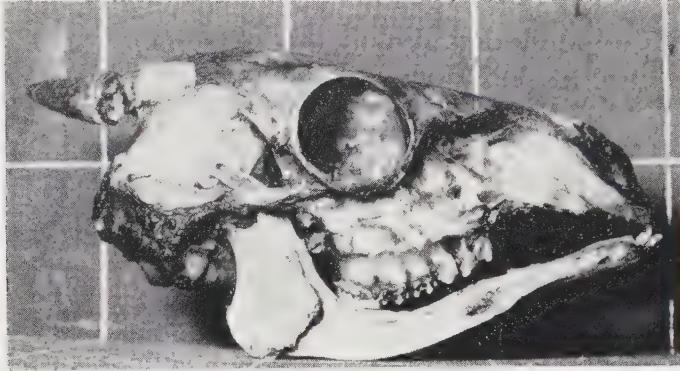


Abb. 22. Kauapparat des am 7.3.1962 im Artis-Zoo, Amsterdam, eingegangenen Blauduckers (heute im Museum Natura Artis Magistra, Amsterdam). a) Schädel



b) Unterkiefer

wechselte und auf beiden Seiten die gleiche Anzahl von Schlägen für einen Ballen brauchte. Beim Fressen kaute er dagegen in der beobachteten Zeit von 8 Stunden nur auf einer Seite. Einige Wochen danach ging das Tier an einem Lungenödem ein. Bei der Sektion stellte ich zu meiner Überraschung fest, daß eine Seite des Unterkiefers deformiert war und keine Zähne enthielt (Abb. 22). Als ich darauf im Protokoll nachschaute, war es die Seite, die das Tier zum Fressen nicht benutzt hatte, aber normal zum Wiederkauen.

V. Korrelation der Wiederkaufähigkeit mit der Ausbildung des Kau- und Verdauungsapparates

Die bisher bekannten Wiederkäuer, die Tylopoda, Ruminantia und von den Macropodinae *Setonix brachyurus* (MOIR u.a., 1954) und *Protemnodon rufogrisea* (RIDE, 1959) haben folgende Merkmale gemeinsam:

1. Sie sind herbivor.
2. Sie haben einen Kauapparat des Huftiertyps – Praemolaren und Molaren sind zu einer Kaubatterie, die durch ein langes Diastema von den Schneidezähnen getrennt ist, vereinigt. Der Unterkiefer ist enger als der Oberkiefer, die Kauflächen sind von medial dorsal nach lateral ventral schräggestellt – und eine dreiphasige Kaubewegung: Öffnen, laterales Ausholen, Mahlen.
3. Sie besitzen einen Vormagensack mit verhärtetem Epithel, eine Schlundrinnenanlage und eine Cardidrüsenzzone vor dem Fundusdrüsenbereich (PERNKOPF, 1937).

Tabelle 25. Zur Ausbildung des Verdauungs- (PERNKOPF, 1937) und des Kauapparates einiger Säugetiergruppen

	Vormagensack mit verhärtetem Epithel	Schlund- rinnen- anlage	Cardidrüsen- zone vor Fundusdrüsen- bereich	Oberkiefer weiter als Unterkiefer Kauflächen v. medial dorsal nach lateral ventral schräg- gestellt	Laub- und Grasfresser
Monotremata	—	—	—	—	—
Vombatidae	?	?	?	—	—
Macropodidae	—	—	—	—	—
Erinacinae	—	—	—	—	—
Lagomorpha	—	—	—	—	—
Muridae	—	—	—	—	—
Cricetidae	—	—	—	—	—
Pholidota	—	—	—	—	—
Bradypodidae	—	—	()	()	—
Dasypodidae	—	—	—	()	—
Tubulidentata	?	?	?	()	—
Canidae	—	—	—	—	—
Cetacea	—	—	—	—	—
Hyracoidea	—	—	—	—	—
Perissodactyla	()	—	—	—	—
Suidae	—	—	—	—	—
Tayassuidae	—	—	()	—	—
Hippopotamidae	—	—	—	—	()
Tylopoda	—	—	—	—	—
Ruminantia	—	—	—	—	—
Colobinae	—	—	—	—	—
Pongidae	—	—	—	—	—

Ob oder wie diese Eigenschaften für die Fähigkeit des Wiederkauens bedingend sind, ist unbekannt. (PERNKOPF, 1937, zeigt, daß bei Wirbeltieren die Ausbildung des Verdauungsapparates weder mit der Nahrung noch mit der Ausbildung des Kauapparates zusammenhängt.)

Einen entsprechenden Kauapparat haben unter den übrigen Säugetieren noch die Lagomorpha und die Perissodactyla, die beide keine zum Wiederkauen geeigneten Mägen haben (Tab. 25). Keinen solchen Kauapparat, aber Mägen der oben beschriebenen Art haben die Cricetidae und einzelne Muridae (PERNKOPF, 1937, Tab. 25). Mägen mit drüsenlosem Vormagensack und Schlundrinnenanlage ohne Cardidrüsenzzone vor dem Fundusdrüsenbereich haben die Bradypodidae, Hippopotamidae, Tayassuidae und die Colobinae (PERNKOPF, 1937, Tab. 25).

Die einzige Säugetiergruppe, die neben Macropodinae, Tylopoda und Ruminantia noch alle Merkmale zusammen aufweist, ist die Ordnung Hyracoidea, Klippschliefer. Zahm gehaltene, hauptsächlich mit Obst und Gemüse ernährte Schliefer (HAHN, 1959) hatten sehr starkes „Beiß- und Kaubedürfnis“.

VI. Entdeckung von Wiederkauen bei einer Säugetierordnung

Als ich im Sommer 1962 24 Stunden lang Ducker im Rundhaus des Frankfurter Zoos beobachtete, behielt ich gleichzeitig die 8 neu aus Eritrea eingetroffenen Klippschliefer im Auge und sah sie nachts, in Ruhestellung, mehrere Stunden nach der letzten Nahrungsaufnahme, längere Zeit vor sich hinkauen, konnte aber bei dem schlechten Licht und der Entfernung an den eng zusammenhockenden Tieren keine Einzelheiten erkennen. Im Tierpark Hellabrunn, München, konnte ich dann 3 Klippschliefer (*Procavia capensis* (PALLAS, 1766) von SCHULZ, Okahandja, Damaraland) genauer beobachten (Abb. 23). Durch zwei glückliche Umstände gelang es mir, festzustellen, daß sie tatsächlich wiederkauten:

1. In den ruhigen Wintermonaten (1962/63) wurden die Tiere so vertraut, daß sie auch tagsüber wiederkauten.
2. Eins der Tiere, „Grau“, benutzte zum Wiederkauen häufig einen Platz unmittelbar an der Glasscheibe, die es vom Zuschauer trennt. Daher konnte ich es oft aus nur 1 m Entfernung genau beobachten und sah Dösen, Aufstoßen, Einnehmen der Wiederkautstellung, Hochwürgen eines Ballens, Kauen, Zwischenrunterschlucken, endgültiges Hinunterschlucken. Einmal konnte ich auch bei „Braun“ deutlich die Folge von Hochwürgen, Kauen, Hinunterschlucken beobachten.

Da ich bei diesen beiden Tieren eindeutiges Wiederkauen feststellte, wird das wohl auch bei den Frankfurter Tieren der Fall gewesen sein, obwohl es mir auch im Frühjahr 1963 nicht gelang, die Folge von Hochwürgen, Kauen, Hinunterschlucken eindeutig bei ihnen zu verfolgen. Von Körperkonvulsionen begleitetes Aufstoßen und Hinunterschlucken als Abschluß des Kauens sah ich mehrmals.

Protokollauszüge vom Wiederkauen der Klippschliefer

München, 9.2.1963

Grau, ad Männchen:

14.47 Uhr letzte Nahrungsaufnahme, springt in hintere Ecke (r.o.)

14.55 Uhr zieht nach vorne an Glasscheibe, sitzt bewegungslos.

15 Uhr Aufstoßen.

15.07 Uhr Aufstoßen.

15.15 Uhr beim Aufstoßen gleitet Substanz die Kehle hoch; kaut 15 Schläge, schluckt hinunter.

15.18 Uhr Aufstoßen.

15.24 Uhr Gähnen, Schlucken.

15.37 Uhr Recken (Katzenbuckel), Gähnen.

16.04 Uhr Hochwürgen (Erschütterung des ganzen Körpers), kaut über 100 Schläge, Zwischenrunterschlucken, geringe Seitigkeit der Kaubewegung, z. T. als wechselseitig erkennbar.

16.06 Uhr Aufstoßen.

16.25 Uhr zieht in hintere Ecke, geht 3 Schritte vor, steht dösend mit krummem Rücken.

16.32 Uhr würgt hoch (ein Ballen läuft deutlich die ganze Kehle hoch), kaut 9 Schläge, stellt sich, rückwärts gehend, zurück in Ecke, stellt sich zurecht (behaglicher Eindruck: Hals vor, krummer Rücken) und kaut weiter 51 Schläge, Seitigkeit nicht festzustellen (von der Seite), zieht vor auf Holzabsatz: Wendung, kaut die letzten Schläge eindeutig wechselseitig, schluckt hinunter, streckt sich, zieht zu „Braun“ aufs Brett.

München, 18.2.1963 (3 Tage nur Heu)

13.28 Uhr letzte Nahrungsaufnahme, springt auf Fels, kaut Mund einseitig leer, schluckt Rest hinunter.

13.31 Uhr stellt sich in Ecke.

13.33 Uhr würgt hoch: 25 Schläge, Zwischenrunterschlucken, 28 Schläge, Zwischenrunterschlucken, 14 Schläge, endgültiges Schlucken.

13.36 Uhr würgt hoch – 21 Schläge (eindeutig wechselseitig) – schluckt hinunter.

13.40 Uhr legt sich auf Holz oben an der Treppe.

13.48 Uhr Körperkonvulsion, kaut 130 Schläge, z. T. wechselseitig, z. T. nicht erkennbar.

13.53 Uhr Schluß mit Kauen, legt Kopf vorne auf Vorderläufe (liegt senkrecht wie Hund), Augen zu.

14.08 Uhr Körperkonvulsionen.

14.12 Uhr Recken, Umstellen, Hochwürgen – 18 Schläge (eindeutig wechselseitig) – Schlucken – Hochwürgen – 11 Schläge (wechselseitig) – Schlucken.

14.15 Uhr flötender Wärter fährt vorbei: fährt zusammen, läuft in Ecke, dann zu „Braun“ aufs Brett: Hochwürgen – 10 Schläge (wechselseitig) – Schlucken.

14.30 Uhr sitzt bewegungslos.

14.48 Uhr Wärter schüttet Haferflocken, Brot-, Möhren- und Apfelstücke hin.

14.52 Uhr „Grau“ frißt.

Seit dem Oligozän nachgewiesen, sollen die *Hyracoida* im Tertiär den Perisodactyla besonders nahegestanden haben (THENIUS, 1960). Heute werden sie als selbständige Ordnung mit Elefanten und Seekühen zu den Vorhuftieren zusammengestellt.

Auf mich wirken sie durch ihr starkes Gebiß, ihre beißfreudige Angriffslust sowie ihr Miauen, ihr Fauchen und die liegend nach vorn ausgestreckten Vorderläufe (Abb. 23) eher raubtierähnlich (vgl. HECK, 1941), dann wieder erinnern sie beim stehend Wiederkauen mit krummem Rücken sowie durch die beim Männchen sichtbaren Oberkieferzähne an Zwergmoschustiere.



Abb. 23. Klippschliefer (*Procavia capensis* (PALLAS, 1766)) Braun, ad ♂:
a) hockend



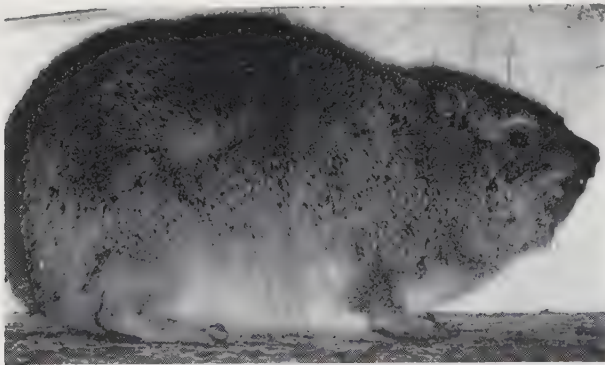
b) fauchend

Schon die jüdischen Gesetzgeber (Moses III, 11, 5) wußten, daß der Klippschliefer wiederkaut. Sie stellten ihn zu den unreinen Tieren, „weil er zwar wiederkaut, aber keine gespaltenen Klauen hat“. BRUCE, der 1768 bis 1773 die Nilländer

bereiste, schreibt vom „Aschkoko“, dem Klippschliefer: „Ich hörte nie einen Laut von ihm, aber er käuet zuverlässig wieder: um dies zu untersuchen unterhielt ich ihn hauptsächlich eine Zeitlang lebendig“.



Grau, ad ♂: c) hockend



d) liegend

VII. Zusammenstellung aller bekannten Wiederkäuer

1. Beobachtungen bei anderen Säugetieren

Über wiederkauähnliches Verhalten bei Nicht-Säugetieren habe ich keine Beobachtungen gemacht. (PIRNKOPF, 1937, sagt von Papageien: „indem sie durch Bewegungen des Schlundes den Inhalt aus dem Kropf in den Schnabel zurückbringen, sind diese Tiere in der Lage, wiederzukauen“.) Ich habe alle erreichbaren Plazentalier, die auch nur zwei oder drei der in Absatz V auf-

geführten Merkmale aufweisen, beobachtet (*Bradypus*, *Cricetus*, *Rattus*, *Lepus*, *Tayassus*, *Choeropsis*, *Hippopotamus*, *Tapirus*, *Trichechus*, *Presbytis*, *Colobus*), ohne jedoch Wiederkauen festzustellen. Noch nicht einmal das häufige Aufstoßen der Colobusaffen (ULLRICH, 1961) konnte ich beobachten.

Alle Lagomorpha und Rodentia, die einen Blinddarm besitzen (HARDER, 1949), scheiden zweierlei Kotpillen aus. Die eine Sorte, die im Blinddarm gebildet wird, nehmen die Tiere am After mit dem Maul wieder auf. HARDER wies nach, daß dieser Vorgang, den er als „Caecotrophie“ bezeichnet, für diese Tiere lebensnotwendig ist. Da die Pillen nicht mehr gekaut, sondern nur abgelutscht und hinuntergeschluckt werden, erscheint ihm die Bezeichnung „Pseudorumination“ (TAYLOR, 1941) für diesen Vorgang nicht angebracht. Auf einen oberflächlichen Beobachter machen diese Tiere beim Ablutschen der Kotpillen in Ruhestellung leicht den Eindruck des Wiederkauens.

Die beobachteten Vertreter der Marsupialierfamilien Phalangeridae und Vombatidae kauen nicht wieder.

Ein Wombat (Amsterdam) klapperte häufig beim Dösen längere Zeit mit den Zähnen, als ob er vor Kälte zitterte.

Dagegen sah ich folgende Marsupialier wiederkauen:

- Thylogale eugenii* (DESMAREST, 1817)
- Setonix brachyurus* (QOUY et GAIMARD, 1830)
- Dendrolagus ursinus* (TEMMINCK, 1836)
- Dendrolagus ursinus iniustus* (MÜLLER, 1840)
- Protemnodon agilis* (GOULD, 1842)
- Protemnodon rufogrisea* (DESMAREST, 1817)
- Macropus gigantea* (ZIMMERMANN, 1777)
- Macropus (Megaleia) rufus* (DESMAREST, 1822)
- Macropus (Osphranter) robustus* (GOULD, 1841).

Protokollauszug. Amsterdam, 8.4.1963

Baumkänguruh, *D. ursinus iniustus*, ad. Weibchen

11.30 Uhr letzte Nahrungsaufnahme, klettert auf Baum, hockt ruhig, Schnauze zwischen Vorderläufen.

11.54 Uhr würgt hoch, kaut 100 Schläge, schluckt hinunter.

11.58 Uhr würgt hoch, kaut, wird von „Gelb“ (Männchen) gestört.

12.05 Uhr würgt hoch, kaut etwa 100 Schläge, 3 Zwischenrunterschlucken, kaut einseitig, fast senkrecht.

12.33 }

12.45 } Uhr Hochwürgen eines Ballens, etwa 100 Schläge, Hinunterschlucken.

12.52 }

13.05 Uhr wird lebhafter, Schluß mit Wiederkauen, reckt sich in der Sonne (heiß), schüttelt sich, putzt sich.

Es kauen also folgende Gruppen der Säugetiere wieder:

- I. von den Artiodactyla: Tylopoda (ILLIGER, 1811), Ruminantia (SCOPOLI, 1717),

2. von den Hyracoidea: *Procavia* (STORR, 1839),

3. von den Macropodidae: *Macropus* (SHAW et NODDER, 1790), *Protemnodon* (OWEN, 1873), *Setonix* (LESSON, 1842), *Thylogale* (GRAY, 1837), *Dendrolagus* (MÜLLER, 1839).

Auffallend ist, daß von den Hippopotamidae und den Macropodidae mit sehr ähnlichen Mägen und ebenso von den Colobinae und den Tylopoda mit gleichfalls sehr ähnlichen Mägen die beiden, welche wiederkauen, die Macropodidae und die Tylopodae, eine Cardidrüsenzzone vor dem Fundusdrüsenbereich und einen Kauapparat des Huftiertyps besitzen, die beiden anderen nicht.

Es ist anzunehmen, daß alle Hyracoidea – drei nahestehende Gattungen: *Procavia*, *Heterohyrax*, *Dendrohyrax* – und alle Macropodinae (THOMAS, 1888) wiederkauen, nachdem ich von den 11 Gattungen 5 einander sehr entfernt stehende (*Dendrolagus*, Baumkänguruh – *Macropus*, Riesenkänguruh, vgl. Tab. 26) dabei beobachtete.

Tabelle 26. Gattungen der Marsupialier

⊕: wiederkauen gesehen; +: zum Wiederkauen geeignete Verdauungs- und Kauapparate; ? : nichts bekannt; — : kaut nicht wieder

Teilordnung	Familie	Unterfamilie	Gattung			
Polyprodontia			Didelphis	—		
			Daysurus	—		
			Myrmecobius	(—)		
			Notoryctes	—		
			Perameles	(—)		
			Caenolestes			
Diprodontia	Phalangeridae		Phalanger			
	Vombatidae		Vombatus	—		
	Macropodidae		Hypsiprymno-		Hypsiprymnodon	?
			dontinae			
			Potoroinae		Potoroops	?
					Potorous	?
					Caloprymnus	?
					Bettongia	?
					Aepyprymnus	?
					Macropodinae	Dendrolagus
			Onychogale			?
			Petrogale			?
			Thylogale			⊕
			Lagorchestes			?
	Lagostrophus		⊕			
	Peradorcas		?			
	Dorcopsis		?			
	Setonix		⊕			
	Protemnodon		⊕			
	Macropus		⊕			

2. Beschreibung des Wiederkauverhaltens von Nicht-Paarhufern

Die Klippschliefer kauten auch bei reiner Heufütterung nur 20 bis 50 Minuten am Tag wieder, die Macropodinae 30 bis 200 (Ducker: 140 bis 280, Ziegen: 350 bis 500). BARKER u.a. (1963) beobachteten außer bei *Protemnodon*- und *Macropus*-Arten auch bei Tieren der Gattung *Lagostrophus* „Hochwürgen, Kauen und Wiederschlucken der Nahrung“. Doch möchten sie es, da die von ihnen beobachteten Tiere dies „im Durchschnitt höchstens einmal am Tag taten“, nicht als Wiederkauen bezeichnen. Von mir beobachtete *Macropodinae* kauten im Durchschnitt über eine Stunde pro Tag (> 50 Ballen) wieder.

Ein Ballen wurde von den Schliefern mit 11 bis 130 Schlägen, von den Macropodinae mit über 100 Schlägen gekaut (Zwergmoschustier: 15 bis 35, Rentier: 35 bis 120).

Die Klippschliefer kauten meist hockend – das Tier sitzt auf den Hinterläufen und steht auf den Vorderläufen (Abb. 23) – oder liegend (Vorderläufe wie Hunde nach vorn ausgestreckt) wieder. Mehrmals sah ich „Grau“ auch stehend wiederkauen.

Bei den einzelnen Macropodinae-Gattungen gab es Unterschiede in der Stellung:

Die Riesenkänguruhs kauten liegend wieder, entweder ganz auf der Seite liegend, Kopf aufgelegt, Schnauze zwischen Vorderläufen, Augen zu (schlafend?) oder mit aufgerichtetem Vorderteil oder zumindest erhobenem Kopf (mit offenen Augen). Dabei liefen oft – wie auch bei Schliefern – wellenförmige Zuckungen über den ganzen Körper (nicht eine wie bei hochwürgenden Ruminantiern, sondern viele in Abständen hintereinander), und häufig stöhnten einzelne Riesenkänguruhs beim Wiederkauen, als täte ihnen etwas weh. Die 2 *Thylogale*-Individuen kauten auch auf der Seite liegend wieder.

Dagegen sah ich die Vertreter der Gattungen *Protemnodon*, *Setonix* und *Dendrolagus* nur sitzend wiederkauen: Sie sitzen aufrecht auf den Hinterläufen, die Vorderläufe lassen sie vom Handgelenk an abwärts hängen, halten den Kopf erhoben oder die Schnauze zwischen den Vorderläufen, die Augen können zu oder auf sein.

Protemnodon sah ich wiederkauend säugen.

Klippschliefer und Känguruhs erinnern in der Art ihrer Wiederkaubewegungen an 2 bis 3 Wochen alte Jungtiere wiederkauender Paarhufer: die Bewegungen wirken manchmal zart und ungewohnt, ein fester Rhythmus fehlt häufig, vielfach wird der Unterkiefer fast senkrecht auf und zu bewegt. Die Frequenz der Kaubewegungen lag bei den Schliefern bei Freßkauen bei 140 bis 170, für Wiederkauen bei 90 bis 100 Kauschlägen in der Minute. Die Riesenkänguruhs kauten beim Fressen mit 90 bis 110, beim Wiederkauen mit 70 bis 80 Schlägen in der Minute. RIDE (1959) gibt für *Protemnodon* 135 bis 160 an. Wie die Tylopoden kauten die Schliefer beim Freßkauen einseitig, beim Wiederkauen wechselseitig. Doch war die Trennung nicht so scharf: mehrmals beobachtete ich, wie Tiere den Mund beim Fressen wechselseitig leerkauten, und beim Wiederkauen wurden manchmal einige Schlagserien einseitig ausgeführt. Einige Male sah ich

„Braun“ nach Art des Timortyps wiederkauen, nämlich 2 bis 4 Schläge auf jeder Seite.

Die beobachteten Macropodinae kauten alle wie die Ducker einseitig ohne Anfangsandersschlag.

3. Überlegungen zur Entstehung der Seitigkeitsregelungen

Die verschiedenen Formen der Seitigkeitsregelung bei den einzelnen Ordnungen für Freß- und Wiederkauen sind in Abb.24 gegenübergestellt. Wir haben also heute am gleichen Apparat zwei verschiedene Ausführungsformen der gleichen Bewegung.

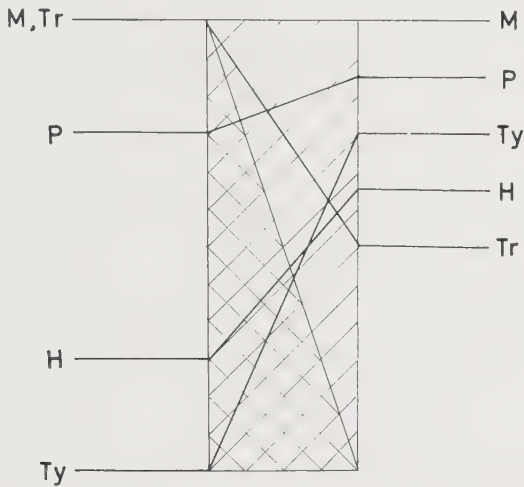


Abb. 24. Seitigkeit der Kaubewegung bei Freß- und Wiederkauen: einfach schraffiert = einseitiges, doppelt schraffiert = wechselseitiges Kauen. Links: Wiederkauen, rechts: Freßkauen. H: Hyracoidea, M: Macropodinae, P: Pecora, Tr: Tragulina, Ty: Tylopoda

Am Beispiel der Tylopoden, die einseitig fressen und alternierend wiederkauen, soll erörtert werden, auf welche Weisen eine solche Differenz entstanden sein könnte. Es gibt 3 Möglichkeiten:

- a) Die Tylopodenvorfahren kauten beim Fressen wie heute noch die Schweine und Nager alternierend. Diese Bewegungsweise wurde auf das Wiederkauen übertragen und starr festgelegt (vgl. Abs. IV, 4.3). Dagegen wurde das Freßkauen in Anpassung an die Nahrung immer einseitiger und steht heute etwa auf dem halben Weg zwischen dem der Traguliden und dem der Equiden (vgl. Tab.22).
- b) Die Tylopodenvorfahren kauten beim Fressen wie heute einseitig. Mit dem Wiederkauen entstand die dafür besonders geeignete alternierende Kaubewegung oder sie entwickelte sich langsam aus der einseitigen. Entsprechend etwa der Pëcorareihe von den Duckern (einseitig) über den Anfangswechsel-

schlag der meisten Pecora und den 3fachen Anfangswechselschlag einzelner Cerviden bis zum Ren: alternierendes Kauen der ersten 14 bis 16 Schläge eines Ballens.

- c) Die Freßkaubewegungen waren anpassungsfähig an die Art des Futters, etwa wie heute bei Traguliden und Klippschliefern: Heu wird mehr einseitig, Früchte werden mehr alternierend gekaut. Beim Entstehen des Wiederkauens wurde das für die Futterkonsistenz angebrachte alternierende Kauen angewandt und starr festgelegt. Beim Fressen – Heu, Gras – blieb das einseitige Kauen. Es ist mir nicht gelungen, entscheidende Argumente für eine dieser Entstehungsweisen zu finden. Sicher ist aber, daß keine Möglichkeit bei allen Gruppen zugleich zutreffen kann (Abb. 24). Zumindest bei den Traguliden muß die Entstehung anders gewesen sein als bei den übrigen.

Bei einseitig kauenden Tieren kann es zweckmäßig sein, mit einigen Anfangswechselschlägen den ungeformten hochgewürgten Brei in die passende Form und an die rechte Stelle zu bringen. Auch daraus könnte der Anfangsandersschlag entstanden sein.

Mit Sicherheit läßt sich nur sagen, daß einzelne Elemente der Wiederkaubewegung – Rhythmus (vgl. Abs. IV, 3), Frequenz (vgl. Abs. IV, 4.3) und Seitigkeit (vgl. Abs. IV, 5) – im Gegensatz zur Freßkaubewegung starr festgelegt wurden und sich dadurch deutlich von dieser unterscheiden. Da das Wiederkauen auch im Leerlauf und im Übersprung auftreten kann und Appetenzverhalten zeigt (Abs. II, 1.51), handelt es sich also (vgl. HOLZAPFEL, 1940) um eine eigene Instinkthandlung.

VIII. Funktionen des Wiederkauens

Bei den Nichtwiederkäuern besteht eine direkte Beziehung zwischen dem Füllungszustand des Magens („Hunger“) und der Nahrungsaufnahme. Daß dies bei den Wiederkäuern nicht der Fall ist, zeigt Abbildung 25. Wiederkäuer können mit halbvollem Pansen verhungern, da für das Wiederkauen und den Weitertransport ein bestimmter Füllungszustand des Pansens erforderlich ist. Die Nahrungsaufnahme wird vor allem durch den Füllungszustand des Pansens bestimmt (MANGOLD, 1929).

Daß Wiederkäuer bei rohfaserloser Ernährung existieren ohne wiederzukauen, sagte ich schon in Absatz II, 1.2. Auch einer Ziege, der TRAUTMANN, als sie 20 Tage alt war, den Netzmagen extirpierte (SCHEUNERT u. a., 1957), wuchs auf und lebte trotz pflanzlicher Ernährung ohne wiederzukauen. Der Schleudermagen war beim erwachsenen Tier ungewöhnlich groß.

Um sich über das Wesentliche des Wiederkauens klar zu werden, ist es erforderlich, die einzelnen Funktionen zu betrachten, die es im Bereich der Nahrungsaufnahme und -aufbereitung erfüllt, und sie mit den Lösungsmethoden anderer Wirbeltiere zu vergleichen:

1. Schnelle Aufnahme größerer Futtermengen und Transport der Nahrung an einen sicheren Ort. Diese beiden Aufgaben werden bei anderen Wirbeltieren durch Kröpfe (Graminivoren), Backentaschen (Hamster, einige Beuteltiere,

- viele Affen), Vormagensäcke (Nilpferd, Guereza) sowie durch Tragen im Maul (Feliden) oder im caudalen Oesophagusabschnitt (Caniden) bewältigt. Wiederkäuer, die in ihrem Lebensraum keine Feinde haben, wie Bison oder Steinbock, könnten auf den „Transport an sicheren Ort“ verzichten.
2. Physikalische Aufbereitung durch mechanische Bearbeitung in Wärme und Feuchtigkeit. Die gleiche Funktion wird z.B. durch die kontraktile Vormägen der Wale oder die Kaumägen einiger Fische und zahlreicher Vögel besorgt (PERNKOPF, 1937).
 3. Biochemische Aufschließung durch Symbionten. Diese Aufgabe wird bei vielen Herbivoren, Säugetieren und Vögeln (Tetraonen) im Blind- und im Dickdarm gelöst.

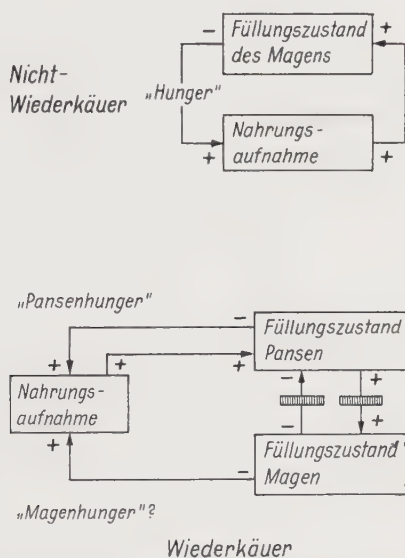


Abb. 25. Beeinflussung der Nahrungsaufnahme bei Wiederkäuern und Nichtwiederkäuern

: Wiederkäuen

4. Gründliches Zerkleinern der Nahrung an einem sicheren Ort. Verzichten könnten auf diese Funktion wie auch auf die unter 2. angeführte solche Wiederkäuer, die hauptsächlich von Beeren, Früchten und weichen Schößlingen leben, wie die Tragulina und einzelne Ducker. Bei allen nicht wiederkauenden Säugetieren beansprucht diese Aufgabe die volle Aufmerksamkeit: die Tiere (Hamster, Raubtiere) können sie sozusagen nur als Hauptbeschäftigung betreiben. Dagegen können die Wiederkäuer sie als „Nebenbeschäftigung“ neben anderen Tätigkeiten – Paarungstreiben, Ziehen, Säugen, vor allem aber Ruhen auch in völliger Dunkelheit – erledigen. Diese Möglichkeit, die nur durch das Wiederkauen gegeben ist, sehe ich als den wesentlichen Vorteil dieser Einrichtung an.

IX. Phylogenetische Erwägungen

Untersuchungen biologischer Strukturen sind ohne die Erörterung der stammesgeschichtlichen Entwicklung unvollständig. THENIUS und HOFER (1960) schreiben: „Eine stammesgeschichtlich interessante Frage ist die nach der Entstehung des Wiederkauens, die leider niemals durch Fossilfunde gelöst werden kann.“ Aus der Ausbildung der Schädel, dem Hauptobjekt paläontologischer Forschung, ist tatsächlich keine Aussage über die Entstehung des Wiederkauens zu gewinnen. Schon im Oligozän hatten neben den Wiederkäuervorfahren (*Leptotragulus*, *Amphitragulus*, *Alticamelus*) auch die Schweinevorfahren (*Oreodon*, *Agricoherus*) Gebisse eines ausgesprochenen Huftiertyps. Die Kauapparate der Wiederkäuer im Miozän und Pliozän (*Dicrochoerus*, *Sivatherium*, *Samotherium*) sind schon nicht mehr von denen heutiger Wiederkäuer zu unterscheiden. Doch wissen wir, daß der Kauapparat des Huftiertyps sich heute bei drei Gruppen findet, deren gemeinsame Vorfahren einen solchen Apparat sicher nicht hatten: Macropodidae, Känguruhartige; Lagomorpha, Hasenartige; Ungulata, Huftiere. Er ist also mindestens dreimal getrennt entstanden.

Da die Magenausbildung physiologisch am engsten mit der Wiederkaufähigkeit korreliert ist, hilft uns vielleicht die vergleichende Anatomie des Verdauungsapparates weiter: ein Vormagensack mit verhärtetem Epithel und einer Schlundrinnenanlage findet sich bei 5 Gruppen (Tab.25), deren gemeinsame Vorfahren sicher keine solche Anlage besaßen: Macropodidae, Bradypodidae, Muridae und Cricetidae, Ungulata, Colobinae. Die Mägen innerhalb der Ungulatengruppe, die der Tayassuidae, der Hippopotamidae, der Ruminantia und die der Hyracoidea sind vollkommen verschieden voneinander (PERNKOPF, 1937). Wie BOHLKEN (1960) nachwies, weisen sogar die Mägen der Tylopoda und die der Ruminantia grundsätzliche Unterschiede auf, die einzelnen Abschnitte sind nicht homolog. Auch die Homologisierbarkeit der Magenabschnitte der Tragulina und der Pecora ist umstritten (BOAS, 1890).

Wir müssen annehmen, daß grundsätzlich verschiedene Mägen getrennt entstanden sind und damit auch die ihnen eigenen, gemeinsamen Eigenschaften (REMANE, 1956). So ist die Wiederkaufähigkeit also mindestens viermal unabhängig voneinander entstanden: bei den Macropodidae, den Tylopoda, den Ruminantia und bei den Hyracoidea.

Es ist anzunehmen, daß alle Vertreter der Unterfamilie Macropodinae wiederkauen (Tab.25). Vertreter der beiden anderen Unterfamilien der Macropodidae, den Hypsiprymnodontinae und den Potoroinae, sind in Europa nicht zu beobachten. Aber selbst wenn diese wiederkauen sollten, ist die Wiederkaufähigkeit doch nur in einer einzigen Diprodontierfamilie aufgetreten – die Vertreter der Nachbarfamilien Vombatidae und Phalangeridae kauen nicht wieder. Demgemäß ist bei den Diprodontiern das Wiederkauen auf jeden Fall entstanden, als Macropodidae und Vombatidae schon getrennt waren, also vor dem Oligozän (THENIUS, 1960). Da die Gattungen *Macropus* und *Dendrolagus*, die beide gleichartig wiederkauen, schon vor dem Miozän getrennt waren (THENIUS, 1960), ist anzunehmen, daß bei den Diprodontiern das Wiederkauen im frühen Oligozän auf-

getreten ist. Über das Zeitalter, in dem die Paarhufer zum Wiederkauen übergegangen sind, gibt die vergleichende Anatomie keine Anhaltspunkte. Man kann die einfacheren Mägen der Tragulina als Bildungen auffassen, die sich unabhängig von denen der Pecora entwickelt haben. Sie lassen sich aber auch als Rückbildungen der komplizierteren Pecoramägen auffassen. Kann die vergleichende Ethologie Aussagen zu diesem Problem machen?

Wie in Absatz IV, 5 gezeigt, haben sich beim oder parallel zum Entstehen des Wiederkauens feste Seitigkeitsmuster entwickelt. Innerhalb aller Gruppen nun, bei denen die Wiederkaufähigkeit sicher unabhängig entstanden ist, den Macropodinae, den Tylopoda, den Pecora und den Hyracoidea, sind diese Muster einheitlich und von denen der anderen Gruppen unterschieden (Tab.27). So kommen der Anfangswechselschlag wie der dreifache Anfangswechsel (vgl. IV, 5)

Tabelle 27. Ausführungsmerkmale der Wiederkaubewegung

Wiederkauende Säugetierfamilien	Seitigkeitsmuster			Seitenwechsel		Rhythmik	
	alter- nierend	einseitig mit Anfangswechselschlag	ohne Anfangswechselschlag	nach jed. Ballen	nach mehr als 10 Ballen	1-2er Takt	3-6er Takt
Macropodinae			+		+		+
Procaviidae	+				?		+
Camelidae							
Tragulidae			+				
Cervidae		+			+	+	
Giraffidae		+			+	+	
Antilocapridae		+			+	+	
Bovidae		+			+	+	
(außer Cephalo- phinae			+		+	+	
Merkmal		a		b		c	

Tabelle 28. Übersicht, in welchen Merkmalen der Tabelle 27 sich die einzelnen Gruppen unterscheiden bzw. übereinstimmen

	stimmen in den Merkmalen			
	überein		nicht überein	
Macropodinae-Procaviidae		? c	a	
Macropodinae-Tylopoda		b	a	c
Macropodinae-Tragulina	a	c	b	
Macropodinae-Pecora		b	a	c
Procaviidae-Tylopoda	a	?		c
Procaviidae-Tragulina		c	a ?	
Procaviidae-Pecora		?	a	c
Tylopoda-Tragulina			a b	c
Tylopoda-Pecora		b c	a	
Tragulina-Pecora			a b	c
Tragulina-Cephalophinae	a		b	c
Cephalophinae-Pecora		b c	a	

sowohl bei den Cerviden wie auch bei den Boviden vor. Die Giraffiden und die Antilocapriden führen ebenfalls den Anfangswechselschlag aus. Es ist unwahrscheinlich, daß eine solche Festlegung innerhalb der Pecora mehrmals unabhängig aufgetreten ist und bei den anderen Gruppen, den Macropodinae, Tylopoda und Tragulina, nie ausgebildet wurde. Deshalb ist anzunehmen, daß bei den Pecora-Paarhufern das Wiederkauen entstanden war, ehe sie sich in Hirsche, Giraffen, Gabelböcke und Horntiere aufspalteten, also vor dem oder spätestens im Oligozän. Andererseits ist die Wiederkaubewegung der Tragulina durch Seitigkeitsregelung, Rhythmik und Frequenz (Tab. 27 und 28) von der der Pecora grundsätzlich unterschieden. Deshalb ist anzunehmen, daß bei der Teilordnung Tragulina die Fähigkeit des Wiederkauens unabhängig von der Teilordnung Pecora entstanden ist. Die ersten Tragulina sind aus dem späten Eozän (THENIUS, 1960) bekannt. Demnach müßte das Wiederkauen bei den Pecora ebenfalls im Oligozän aufgetreten sein.

Daß solchen Überlegungen vor allem durch die unvollständige Kenntnis der Stammbäume nur der Wert einer groben Schätzung zukommt, ist kein Grund, sie nicht anzustellen. Sie zeigen, daß das Wiederkauen wahrscheinlich im Oligozän entstanden ist, und zwar sicher viermal, wahrscheinlich fünfmal unabhängig voneinander.

D. Zusammenfassung

1. Das allgemeine Wiederkauverhalten wird bei Vertretern aller wiederkauenden Paarhuferfamilien, rund 80 % der Gattungen, vergleichend untersucht; die bestimmenden Faktoren werden untersucht und beschrieben. (Zwischenzusammenfassung S. 700.)
2. Wiederkauen ist eine eigene Instinkthandlung mit Appetenzverhalten, die auch im Leerlauf und als Übersprunghandlung auftritt.
3. Die Koppelung Säugen – Wiederkauen ist gruppenspezifisch.
4. Als durch Gehegehaltung unbeeinflusste „Kernhandlung“ wird die eigentliche Kaubewegung gründlicher analysiert.
5. Dazu werden die Kauapparate und Kaubewegungen der Säugetiere verglichen und der „Huftiertyp“ als eine der Spezialisierungen genauer charakterisiert.
6. Die Wiederkaubewegungen unterscheiden sich in Form, Rhythmus, Frequenz und Seitigkeit von der Freßkaubewegung.
7. Form und Frequenz der Wiederkaubewegung weisen anatomisch bedingte gruppenspezifische Unterschiede auf.
8. Auch die Rhythmik ist bei einzelnen Gruppen verschieden.
9. Die Seitigkeitsmuster der Wiederkaubewegung sind gruppenspezifisch starr festgelegt.
10. Die Korrelation der Wiederkaufähigkeit mit bestimmten Formen des Kau- und Verdauungsapparates wird untersucht.
11. Für die Ordnung Hyracoidea, Klippschliefer, wird Wiederkauen erstmals beschrieben.

12. Da bei sechs (entfernt stehenden) von elf Gattungen der Marsupialierunterfamilie Macropodinae Wiederkauen beobachtet wurde, ist anzunehmen, daß alle Vertreter der Macropodinae wiederkauen.
13. Die Vorteile des Wiederkauens werden erörtert.
14. Das Wiederkauen ist in der Stammesgeschichte mindestens viermal unabhängig voneinander entstanden.

Schriftenverzeichnis

- ANDERSSON, B., R. L. KITCHELL and N. PERSSON, 1958, Rumination induced by milking (goats). *Acta physiol. scand.* 44: 92–102.
- ANTONIUS, O., 1939, Symbolhandlungen und Verwandtes bei Säugetieren. *Z. Tierpsychol.* 3: 263–278.
- ARDRAN, G. M., F. H. KEMP and W. D. L. RIDE, 1958, A radiographic analysis of mastication and swallowing in the domestic rabbit: *Oryctolagus cuniculus* (L.). *Proc. Zool. Soc. London* 130: 257–274.
- ARENDSEN DE WOLFF-EXALTO, E., 1951, On differences in the lower jaw of animalivorous and herbivorous mammals. *Proc. Acad. Sci. Amsterdam, C* 54: 3–8, Lfg. 3.
- ASCHOFF, J., 1962, Spontane lokomotorische Aktivität. In: *Handb. d. Zool.*, 8, Lfg. 30, Säugetiere. Berlin.
- BARKER, S., G. D. BROWN and J. H. CALABY, 1963, Food regurgitation in the *Macropodidae*. *The Austral. Journ. of Science* 25: 430–432.
- BECHT, G., 1953, Comparative biological-anatomical researches on mastication in some mammals. *Proc. Kon. Ned. Akad. Amsterdam, C* 56: 508–527.
- BELL, F. R., and A. M. LAWN, 1957, The pattern of rumination in housed goats. *J. anim. Behav.* 5: 85–89.
- BOAS, J. E. V., 1890, Zur Morphologie des Magens der Cameliden und der Traguliden und über die systematische Stellung letzterer Abteilung. *Morph. Jahrb.* 16: 494–524.
- BOHLKEN, H., 1960, Remarks on the stomach and the systematic position of the *Tylopoda*. *Proc. Zool. Soc. London* 134: 207–215.
- BREHM, A. E., 1900, Die Säugetiere, 3. Bd.: Rässeltiere, Unpaarzehrer, Paarzehrer, Sirenen, Waltiere, Beuteltiere, Gabeltiere. Bibliograph. Institut, Leipzig und Wien.
- BROWN, F. A., and C. L. PROSSER, 1962, Comparative animal physiology. W. B. Saunders, London.
- BRUCE, J., 1791, Reisen zur Entdeckung der Quellen des Nils, Bd. 5. Leipzig.
- BUBENIK, A., and J. LOCHMANN, 1956, Futterverbrauch und Tagesrhythmus der Futteraufnahme bei Reh- und Rotwild. *Z. Jagdwissenschaft.* 2: 112–118.
- BÜRGER, M., 1959, Eine vergleichende Untersuchung über Putzbewegungen bei *Lagomorpha* und *Rodentia*. *D. Zool. Garten (NF)* 24: 434–506.
- CARLSÖÖ, S., 1956, An electromyographic study of the activity and an anatomic analysis of the mechanics of the lateral pterygoid muscle. *Acta anat.* 26: 339–351.
- CASTLE, M. E., and R. J. HALLEY, 1953, The grazing behaviour of dairy cattle at the National Institute for Research in Dairying. *J. anim. Behav.* 1: 139–143.
- DAVIS, D. D., 1955, Masticatory apparatus in the spectacled bear *Tremarctos ornatus*. *Fieldiana: Zoology*, 37: 25–46, Chicago Natural History Museum.
- DUCKWORTH, J. E., and D. W. SHIRLEW, 1957, Factors affecting feed intake and the eating behaviour of cattle. *J. anim. Behav.* 6: 147–154.
- EWER, R. F., 1958, Adaptive features in the skulls of African suidae. *Proc. Zool. Soc. London* 131: 135–155.
- FIEDLER, W., 1953, Die Kaumuskulatur der *Insectivora*. *Acta anat.* 18: 101–175.
- FRICK, H., 1951, Über die Trigemini-muskulatur und die tiefe Facialismuskulatur von *Orycteropus ethiopicus*. *Z. Anat. und Entw.* 116: 202–217.

- GORDON, J. G., 1958a, The act of rumination. J. agric. Sci. 50: 34–42.
- , 1958b, The relationship between fineness of grinding of food and rumination. J. agric. Sci. 51: 78–83.
- , 1961, The relationship between rumination and frequent feeding. J. anim. Behav. 9: 16–19.
- HAAS, G., 1959, Untersuchungen über angeborene Verhaltensweisen bei Mährenspringern (*Ammotragus lervia* Pallas). Z. Tierpsych. 16: 218–242.
- HABERICH, F. J., und G. WITKE, 1956, Beobachtungen über den Lidschlag des Rindes. Z. vgl. Phys. 39: 209–226.
- HAFEZ, E. S. E., 1953, Gegenseitige Beeinflussung des Wiederkauens bei Hausbüffeln. Acta Zool. 34: 235.
- , 1962, The behaviour of domestic animals. Bailliere, Tindall and Co., London, 595 S.
- HAHN, H., 1959, Von Baum-, Busch- und Klippschliefern. Neue Brehmbücherei 246, 88 S.
- HALTENORTH, TH., 1958, Klassifikation der Säugetiere: Marsupialia. In: Handb. d. Zoologie 8, Lfg. 16, Säugetiere. Berlin.
- , 1963, Klassifikation der Säugetiere: *Artiodactyla*. In: Handb. d. Zool., 8, Lfg. 32.
- HARDER, W., 1949, Zur Morphologie und Physiologie des Blinddarmes d. Nagetiere. Verhdl. d. Deutschen Zoologen in Mainz. Geest und Portig KG., Leipzig, 95–109.
- HECK, L., 1941, Auf Tiersuche in weiter Welt. Paul Parey, Berlin.
- HEDIGER, H., 1954, Skizzen zu einer Tierpsychologie im Zoo und im Zirkus. Büchergilde Gutenberg, Zürich, 294 S.
- HEINROTH, O., 1929, Über bestimmte Bewegungsweisen der Wirbeltiere. Sitz. Ber. Ges. Naturf. Freunde, Berlin, 333–342.
- HJORTSÖ, C. H., 1954, Studies on the mechanics of the temporomandibular joint. Lunds Univ. Arssk., NF, 51: 1–24.
- HOLZAPFEL, M., 1940, Triebbedingte Ruhezustände als Ziel von Appetenzhandlungen. Naturw. 28: 273–280.
- KAWAMURA, Y., K. KISHI, M. NOBUHARA and J. FUJIMOTO, 1957, Studies on Masticatory Function. Med. J. of Osaka Univ. 8, Lfg. 1, 229–240.
- KOK, G. C., unveröffentlicht, De functionelle Anatomie van het Kauwapparaat van *Insectivora*, *Chiroptera* en enkele *Prosimiae*.
- KUMMER, H., 1957, Soziales Verhalten einer Mantelpaviangruppe. Beiheft z. Schweiz. Z. für Psychol. und ihre Anwendung 33.
- LORENZ, K., 1957, Methoden der Verhaltensforschung. In: Handb. d. Zool. 8, Lfg. 8. Berlin.
- LUBOSCH, W., 1907, Universelle und spezialisierte Kaubewegungen bei Säugetieren. Biol. Zentralblatt 27: 613–624, 652–665.
- LUDWIG, W., 1932, Das Rechts-Links-Problem im Tierreich und beim Menschen. J. Springer Verlag, Berlin, 496 S.
- MANGOLD, E., 1929, Verdauung und Ausscheidung. Handb. d. Ernährung und des Stoffwechsels der landwirtschaftlichen Nutztiere, Bd. III. Springer, Berlin.
- MAYNARD SMITH, J., and R. J. G. SAVAGE, 1959, The mechanics of mammalian jaws. The school science Review 141: 289–301.
- MOIR, R. J., M. SOMERS, G. SHARMANN and H. WARING, 1954, Ruminant like digestion in a marsupial. Nature 173: 269–270.
- MÜLLER, A., 1933, Die Kaumusculatur des *Hydrochoerus capybara* und ihre Bedeutung für die Formgestaltung des Schädels. Morph. Jahrb. 72: 1–59.
- OSTHOF, W., 1915, Zahl und Art der Kaubewegungen bei Pferd und Wiederkäuer. Vet.-Med.-Diss. Gießen.
- PERNKOPF, E., und J. LEHNER, 1937, in: BOLK, GÖPPERT, KALLIUS, LUBOSCH, Handb. der vgl. Anat. der Wirbelt. 3. Urban und Schwarzenberg, Wien.
- PILTERS, H., 1954, Untersuchungen über angeborene Verhaltensweisen bei Tylopoden unter besonderer Berücksichtigung der neuweltlichen Formen. Z. Tierpsych. 11: 213–303.
- REMANE, A., 1956, Die Grundlagen des natürlichen Systems der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. 2. Aufl. Geest und Portig KG., Leipzig.
- RIDE, W. D. L., 1959, Mastication and taxonomy in the macropodine skull. Publ. Syst. Ass. 3: 33–59.

- RUPPERT, F., 1911, Beitrag zur Rumination der wilden Tiere. Vet.-Med.-Diss. Gießen.
- SCHEUNERT, A., J. BRÜGGEMANN, H. HORN und H. MILL, 1957, SCHEUNERT-TRAUTMANN, Lehrbuch der Veterinär-Physiologie. Paul Parey, Berlin und Hamburg.
- SCHNEEBERGER, R., 1911, Die Rumination, im besonderen diejenige der wilden Tiere. Vet.-Med.-Diss. Gießen.
- SCHÖNHOLZER, L., 1959, Beobachtungen über das Trinkverhalten bei Zootieren. D. Zool. Garten (NF) 24: 345-434.
- SCHUHMACHER, G. H., 1961, Funktionelle Morphologie der Kaumuskulatur. VEB Gustav Fischer, Jena.
- , und H. REHMER, 1960, Morphologische und funktionelle Untersuchungen an der Kaumuskulatur von *Oryctolagus* und *Lepus*. Morph. Jahrb. 100: 678-705.
- SCHUMMER, A., und R. NICKEL, 1960, Eingeweide. In: NICKEL, SCHUMMER, SEIFERLE, Lehrb. d. Anat. d. Haustiere, Bd. II. Paul Parey, Berlin und Hamburg.
- SCHWARZ, G., 1914, Untersuchungen über Kaubewegungen bei wilden Wiederkäuern. Vet.-Med.-Diss. Gießen.
- SETON, E. T., 1953, Lives of game animals, Vol. 3, Order *Mungulata*. Charles T. Branford, Boston, 780 S.
- SLUITER, J. W., 1954, Film van de Kaubewegingen by vleermuizen. 56 e Anatomendag in Ned. Tijdschr. Genesk. 98: Lfg. 40.
- STARCK, D., und M. WEHRLI, 1935, Die Kaumuskulatur von *Marmota*. Z. Säugetierkunde 10: 33-38.
- STÖCKER, L., 1957, Trigemiusmuskulatur und Kiefergelenk von *Elephas maximus* L. Morph. Jahrb. 98: 35-76.
- TAYLOR, E. L., 1941, Pseudorumination in the rabbit. Proc. Zool. Soc. London A 110: 159.
- THENIUS, E., und H. HOFER, 1960, Stammesgeschichte der Säugetiere. Springer, Berlin-Göttingen-Heidelberg.
- TRIBE, D. E., 1950, The behaviour of the grazing animal. J. Brit. Grassland Soc. 5: 209-224.
- TRIEBE, D. E., 1950, The behaviour of the grazing animal. J. Brit. Grassland Soz. 5: 209-224.
- ULLRICH, W., 1961, Zur Biologie und Soziologie der Colobusaffen. D. Zool. Garten (NF) 25: 305-368.
- WALTHER, F., 1963, Monatsbericht April, Georg v. Opel Freigehege für Tierforschung e. V.
- WICKLER, W., 1961, Über die Stammesgeschichte und den taxonomischen Wert einiger Verhaltensweisen der Vögel. Z. Tierpsych. 18: 320-342.
- ZENKER, W., und A. ZENKER, 1955, Die Tätigkeit der Kiefermuskeln und ihre elektro-myographische Analyse. Z. Anat. und Entw. 119: 174-200.
- ZEY, A., 1939, Funktion des Kauapparates und Schädelgestaltung bei den Wiederkäuern (Schaf). Inaug. Diss. Frankfurt am Main.

Anschrift des Verfassers: Dr. HUBERT HENDRICHs, 5358 Münstereifel, Marktstraße 1.

LEBENS LAUF

Am 26. Januar 1936 wurde ich in Bonn geboren. Mein Vater war Brauereibesitzer in Münstereifel. Dort besuchte ich drei Jahre die Volksschule und neun Jahre das Staatliche Humanistische St. Michael Gymnasium, an dem ich im Frühjahr 1955 das Abitur machte.

Darauf ging ich für sieben Monate nach den Vereinigten Staaten, drei davon arbeitete ich als Cowboy, zwei mit einem Trapper.

Im Wintersemester 1955/56 begann ich das Studium des Bauingenieurwesens an der Technischen Hochschule Aachen und bestand im Dezember 1957 das Diplomvorexamen.

Danach verbrachte ich ein Jahr in Südamerika mit Gelegenheitsarbeiten, fuhr im Januar 1959 nach Afrika und arbeitete mich über Land von Kapstadt nach Kairo durch.

Im Sommersemester 1959 begann ich mein jetziges Studium: Zoologie, Botanik, Anthropologie. Bis auf das Wintersemester 1961/62 in Amsterdam studierte ich die ganze Zeit in München. In den Semesterferien arbeitete ich an verschiedenen Zoologischen Gärten. Seit Herbst 1960 bin ich mit der Anfertigung vorliegender Untersuchung beschäftigt.

HUBERT HENDRICH S

